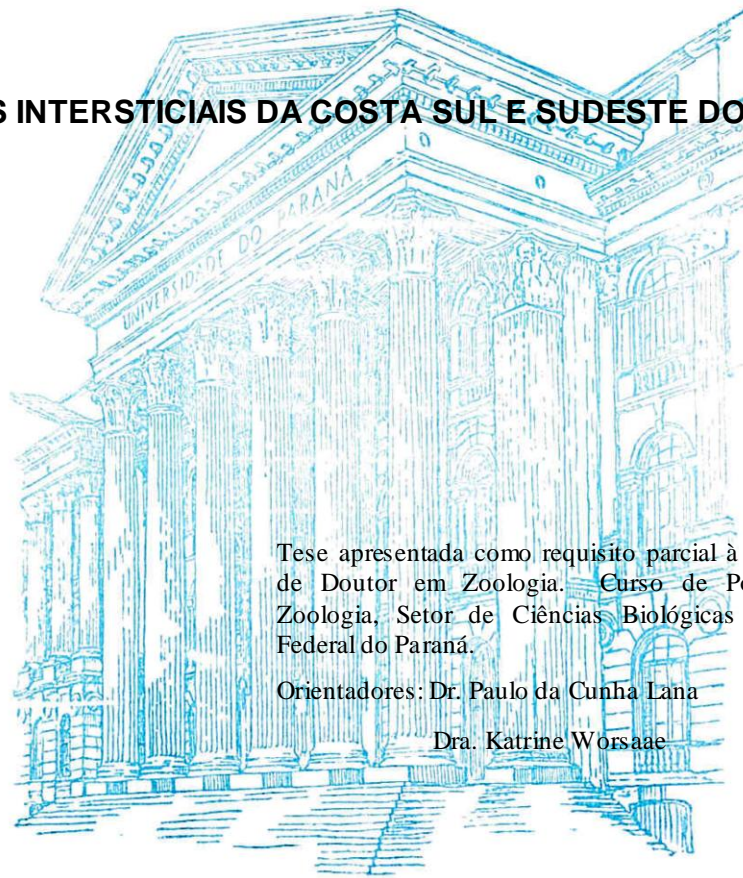


Maikon Di Domenico

## **POLQUETAS INTERSTICIAIS DA COSTA SUL E SUDESTE DO BRASIL**



Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Zoologia. Curso de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadores: Dr. Paulo da Cunha Lana

Dra. Katrine Worsaae

CURITIBA  
2012

Maikon Di Domenico

## **POLIQUETAS INTERSTICIAIS DA COSTA SUL E SUDESTE DO BRASIL**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Zoologia. Curso de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadores: Dr. Paulo da Cunha Lana

Dra. Katrine Worsaae

CURITIBA  
2012

**Poliquetas intersticiais da costa sul e sudeste do Brasil**

por

**Maikon Di Domenico**

Dissertação aprovada como requisito parcial para a obtenção do Grau de Doutor em Ciências, área de concentração Zoologia, no Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



Dr. Paulo da Cunha Lana - UFPR  
Presidente e Orientador



Dr. Paulo Jorge Parreira dos Santos – UFPE



Dra. Cinthya Simone Gomes Santos - UFF



Dra. Carla Penna Ozório – UFRGS



Dr. Marcio Roberto Pie - UFPR

Curitiba, 19 de março de 2012.

A toda minha família e aos amigos



Oncinha pintada  
Zebrinha listrada  
Coelhinho peludo  
Vão se f...!  
Porque aqui  
Na face da terra  
Só bicho escroto  
É que vai ter...

(Nando Reis, Arnaldo Antunes e Sérgio Britto, 1986)

## **Agradecimentos**

Ao programa de pós-graduação em Ciências Biológicas – Zoologia da Universidade Federal do Paraná, e a CNPq, por fornecer bolsa de doutorado ao longo de todo o período da tese.

A Dra. Katrine Worsaae e ao Dr. Paulo da Cunha Lana, pelo grande incentivo e orientação. A Dra. Katrine Worsaae idealizou grande parte do trabalho e financiou as análises morfológicas e moleculares desta tese.

Ao grande amigo, Alejandro Martinez, pelas grandes ideias, hospedagem e companheirismo.

A todos os funcionários do Centro de Estudos do Mar (CEM) da Universidade Federal do Paraná (UFPR) e da Marine Biology Section, da University of Copenhagen, por todas as facilidades logísticas.

Aos membros da banca por se disporem a avaliar este trabalho.

As funcionários do Natural History Museum, University of Copenhagen, em especial ao Dr. Martin V. Sørensen, pelos constantes auxílios na manipulação do microscópio eletrônico de varredura.

Aos funcionários do Smithsonian Tropical Research Institute, em especial ao Dr. Jon L. Noremburg, pelas facilidades e financiamento nas coletas do Panamá.

A Dra. Patrícia Ramey, pelas microscopias eletrônicas e identificação dos *Polygordius*.

A todos os laboratórios que auxiliaram nas coletas e processamento das amostras, incluindo o Laboratório de Ecologia de Comunidades Aquáticas (UNIVAL/CTTMar), Centro de Biologia Marinha (USP/CEBIMAR), Laboratório de Zoologia (UERJ) e Laboratório de Poliquetas (UFF).

A todos os amigos do Laboratório de Bentos (UFPR/CEM), obrigado pela tolerância e companheirismo.

A todos os amigos com quem pude conviver durante o doutorado, de Itajaí, Pontal do Sul, São Sebastião, Rio de Janeiro e Helsingor (Dinamarca), muito obrigado.

Por fim, ao meu pai, Nilso Di Domenico, pelos constantes financiamentos durante o período do doutorado.

## ***Abstract***

We summarize herein the current knowledge on the taxonomy, evolution and distribution ecology of interstitial annelids from southern and southeastern Brazilian beaches. The chapter 1 is a taxonomic survey of the interstitial polychaete species from the southeastern and southern Brazilian coasts, describing new taxa and revising previously known species. The following families were included: Aeolosomatidae and Potamodrilidae, Ctenodrilidae, Nerillidae, Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae and Saccocirridae. We also present a critical review of the Aberrantidae, Parergodrilidae and Psammodrilidae, though they have not been reported from the Brazilian coast as yet. The chapter 2 was used a molecular phylogenetic hypothesis, with ribosomal DNA (28S, 18S and H3) and a mitochondrial marker (16S), by means of maximum likelihood and Bayesian approaches, to access the following aims: a) to test adequacy of the current taxonomic classification schemes for the Saccocirridae; b) to trace the evolution of the main diagnostic traits and c) to evaluate the correlations between habitat conditions and the proposed trophic guilds. The chapter 3 aimed to test the adequacy of the current taxonomic classification schemes for Protodrilus on the basis of a molecular phylogenetic hypothesis, with ribosomal DNA (28S, 18S and H3) and a mitochondrial marker (16S), by means of maximum likelihood (ML) and Bayesian (BI) approaches. Protodrilus spp. (Protodrilidae), Protodriloides spp. (Protodriloididae), Saccocirrus sp. nov. 1 (Saccocirridae) and Polygordius eschaturus (Polygordiidae) were used in the chapter 4 as models to test the hypothesis that different strategies of locomotion and feeding patterns affect habitat preference at different spatial scales. The role played by AGS and SKW in explaining and predicting the distribution of interstitial annelids strongly suggest that both factors may have been determinant of the evolutionary processes which led to the origin and dispersion of this and other meiofaunal groups.

## RESUMO

Famílias de poliquetas exclusivamente intersticiais não formam um grupo monofilético, mas sua ocorrência em um mesmo habitat justifica que sejam tratados como um único grupo funcional, chamado de “poliquetas intersticiais” ou “meiofaunais”. O capítulo 1 desta tese teve como objetivo realizar o levantamento taxonômico das espécies de poliquetas intersticiais das regiões sudeste e sul da costa brasileira, descrevendo novos táxons e revisando as espécies anteriormente conhecidas. O levantamento incluiu as famílias Aeolosomatidae e Potamodrilidae, Ctenodrilidae, Nerillidae, Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae. Foi ainda incluída uma revisão crítica do estado atual de conhecimento das famílias Aberrantidae, Parergodrilidae e Psammodrilidae, mesmo na ausência de registros para a costa do Brasil. O capítulo 2 teve como objetivo testar a adequação do atual sistema taxonômico da família Saccocirridae, amplamente baseada em caracteres morfológicos, com a construção de uma filogenia baseada no DNA ribossomal (28S, 18S e H3) e um marcador mitocondrial (16S). O capítulo 3 teve como objetivo testar a adequação do sistema taxonômico corrente de Protodrilidae com a construção de uma filogenia baseada no DNA ribossomal (28S, 18S e H3) e um marcador mitocondrial (16S). O capítulo 4 teve como objetivo sistematizar as estratégias de locomoção e alimentação de poliquetas intersticiais, tratadas como principais descritores do comportamento. *Protodrilus* spp. (Protodrilidae), *Protodriloides* spp. (Protodriloididae), *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Saccocirridae) e *Polygordius eschaturus* (Polygordiidae) foram usados como modelos para testar a hipótese de que distintas estratégias de locomoção e de alimentação condicionam distintas preferências de habitats, em diferentes escalas espaciais em praias arenosas. Nossos resultados mostram que a diversidade de poliquetas intersticiais é ainda subestimada na região e que sua distribuição está fortemente condicionada pelo TMG e pela assimetria do sedimento de praias reflectivas.

## PREFÁCIO

Esta tese sumariza o atual conhecimento sobre os poliquetas intersticiais da costa sul e sudeste do Brasil, apresentando uma revisão bibliográfica e sistemática do grupo, descrevendo novas espécies, posicionando-as filogeneticamente e correlacionando seus hábitos de vida com as características texturais das praias onde ocorrem.

Os minúsculos poliquetas que habitam o espaço entre os grãos de sedimento compõem uma associação filogenética muito diversa, representada por pelo menos nove famílias exclusivamente intersticiais, às quais se juntam larvas ou juvenis de outras espécies tipicamente macrofaunais.

A história taxonômica dos poliquetas intersticiais iniciou-se no século passado, com a criação de um grupo supostamente monofilético chamado de “Archiannelida”, por compartilhar características também supostamente primitivas. Com o avanço do conhecimento taxonômico, resumido na Tabela 1, esses animais são hoje considerados *incertae sedis*, posicionamento que não traz qualquer informação evolutiva. Esta denominação latina refere-se à maneira de expressar na taxonomia moderna o relacionamento indefinido de um táxon dentro de uma hipótese cladística (Nelson, 1972). Grupos *incertae sedis* têm sido excluídos das análises cladísticas mais recentes, por apresentarem perdas morfológicas associadas a especializações muito marcadas em sua história evolutiva. Esta seria uma razão a mais para justificar o aprofundamento dos estudos a seu respeito.

Famílias exclusivamente intersticiais como Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae, Saccocirridae, Nerillidae, Dinophilidae, Diurodrilidae, Parergodrilidae, Psammodrilidae foram historicamente consideradas membros de Archiannelida (Hatschek, 1878; Goodrich, 1912; Hermans, 1969).

Tabela 1 - Resumo dos principais mudanças nos sistemas nomenclaturais usados para designar os poliquetas intersticiais desde a segunda metade do século XIX até os dias de hoje.

	Hatschek 1878	Augener 1913	Bunke 1967	Westheide 1984, 1997	Purschke & Jouin 1988	Rouse & Fauchald 1997	Rouse & Pleijel 2001	Westheide 2008	Worsaae & Rouse 2008	Struck 2011
Aberrantidae						Aciculata <i>incertae sedis</i>	Aciculata <i>incertae sedis</i>			
Aeolosomatidae			Clitellata				Poliqueta <i>incertae sedis</i>			Sedentaria <i>incertae sedis</i>
Dinophilidae	Archiannelida			Dinophilidae			Eunicida (Dorvilleidae)	Dinophilidae		Dinophilidae
Diurodrilidae	Archiannelida			Diurodrilidae			Eunicida (Dorvilleidae)	Diurodrilidae	não é Annelida	
Potamodrilidae			Clitellata				Poliqueta <i>incertae sedis</i>			Sedentaria <i>incertae sedis</i>
Parergodrilidae	Archiannelida			Parergodrilidae			<i>incertae sedis</i>	Parergodrilidae		
Psammodrilidae	Archiannelida			Psammodrilidae			<i>incertae sedis</i>	Psammodrilidae		
Nerillidae	Archiannelida			Nerillidae		Aciculata <i>incertae sedis</i>	Aciculata <i>incertae sedis</i>	Nerillidae		Nerillidae
Spintheridae		Spintheridae				Aciculata <i>incertae sedis</i>	Aciculata <i>incertae sedis</i>			
Polygordiidae	Archiannelida			Polygordiidae		Canalipalpata <i>incertae sedis</i>	Canalipalpata <i>incertae sedis</i>	Polygordiidae		Polygordiidae
Protodriloididae	Archiannelida			Protodriloididae	Protodrilida	Canalipalpata <i>incertae sedis</i>	Canalipalpata <i>incertae sedis</i>	Protodriloididae		Protodrilida
Protodrilidae	Archiannelida			Protodrilidae	Protodrilida	Canalipalpata <i>incertae sedis</i>	Canalipalpata <i>incertae sedis</i>	Protodrilidae		Protodrilida
Saccocirridae	Archiannelida			Saccocirridae	Protodrilida	Canalipalpata <i>incertae sedis</i>	Canalipalpata <i>incertae sedis</i>	Saccocirridae		Protodrilida

A visão de que os Archiannelida representavam de fato um grupo primitivo dos poliquetas foi hegemônica até a segunda metade do século XX. Hermans (1969) foi um dos primeiros a rejeitar essa ideia, argumentando que o grupo era de fato uma associação polifilética caracterizada por convergências adaptativas derivadas do hábito de vida intersticial. Fauchald (1977) sugeriu que as várias famílias de Archiannelida são “famílias com afinidade incerta”. Westheide (1984; 1997) e Worsaae & Kristensen (2005), na mais recente revisão sistemática dos poliquetas intersticiais, demonstraram a existência de uma variedade de histórias de vida dentro do grupo, associadas a diferentes origens progenéticas, desconsiderando assim a validade de Archiannelida. A estas famílias somam-se Aeolosomatidae e Potamodrilidae, anteriormente consideradas como Clitellata (Bunke, 1967) e atualmente posicionadas em Polychaeta *incertae sedis* (Rouse & Pleijel, 2001) ou Sedentaria *incertae sedis* (Struck, 2011). Mesmo que não formem um grupo monofilético, a ocorrência em um mesmo habitat justifica o tratamento destes animais como um único grupo funcional, formado por “poliquetas intersticiais” ou “meiofaunais” (Westheide, 2008).

A validade de Archiannelida é contestada atualmente por quase todos os especialistas, porém existem hipóteses filogenéticas correntes sobre a formação de grupos monofiléticos entre seus antigos membros, por exemplo a ordem Protodrilida. O pequeno tamanho e a simplicidade das formas corporais não promovem nenhuma hipótese explicativa de plesiomorfia desses grupos dentro de Polychaeta ou mesmo Annelida (Westheide 1985; 1997). A interpretação de ausência de caracteres por perda afeta seriamente a topologia dos cladogramas, o que explica a exclusão destes animais nas análises filogenéticas correntes.

Além de uma história evolutiva pouco compreendida, o próprio conhecimento taxonômico deste grupo continua claramente insatisfatório, apesar de sua provável relevância para uma melhor compreensão da filogenia dos anelídeos. Apenas uma pequena fração das espécies existentes foi reconhecida e descrita (Purschke & Jouin, 1988; Purschke, 1990; Purschke, 1993; Purschke & Müller, 1996; Worsaae & Kristensen, 2005; Westheide, 2008). Os escassos estudos sobre poliquetas meiofaunais da costa brasileira têm caráter quase exclusivamente taxonômico (Du Bois-

Reymond Marcus, 1946; 1947; 1948; Siewing, 1954; Westheide, 1974; Santos & Silva, 1992/93), com 14 espécies identificadas até o momento. Os registros existentes estão limitados ao litoral de São Paulo (Baía de Santos, Ilha de São Sebastião e Ubatuba), Rio de Janeiro (Praia Vermelha e Ilha Grande) e Bahia (Ilhéus).

Por outro lado, a plasticidade do plano estrutural do corpo dos poliquetas intersticiais foi certamente subestimada devido ao pequeno tamanho desses animais. Os avanços nas novas técnicas de microscopia eletrônica mostraram de fato uma diversidade de morfologias antes inexploradas (por exemplo, Westheide & Rieger, 1987; Jouin & Gambi, 2007). O fato de ainda permanecerem como grupos *incertae sedis*, a plasticidade morfológica, as diversificadas histórias de vida, a coexistência de diversas formas no microhabitat intersticial e suas altas densidades em praias arenosas seriam algumas das justificativas para o estudo destes diminutos animais na costa sul e sudeste do Brasil.

O objetivo geral deste trabalho foi realizar uma síntese crítica bibliográfica do estado atual de conhecimento das famílias de poliquetas intersticiais, efetuar o levantamento taxonômico do grupo na costa sul e sudeste do Brasil e avaliar o relacionamento filogenético dentro da família Saccocirridae e do gênero *Protodrilus*, descrevendo novos táxons e revisando as espécies anteriormente referidas, a partir de técnicas moleculares e de microscopia eletrônica. O trabalho ainda correlacionou a ocorrência e distribuição de poliquetas meiofaunais em praias do Paraná e Santa Catarina com as características morfodinâmicas locais, usando modelos preditivos baseados na morfologia funcional e história evolutiva dos grupos. Desta forma, além de ampliar o conhecimento da taxonomia e distribuição geográfica destes organismos, pretende-se iniciar a análise dos processos ecológicos responsáveis pela estruturação de suas associações em praias arenosas da costa brasileira e eventuais processos de especiação condicionados pelas características texturais do sedimento.

Neste contexto, a presente tese está estruturada em quatro capítulos. O primeiro capítulo é um manual de identificação da fauna de poliquetas intersticiais da costa sul e sudeste do Brasil, descreve as metodologias de coleta e processamento, as principais características diagnósticas para



identificação de famílias, gêneros e espécies, e um levantamento da sistemática de cada família, incluindo espécies já descritas e descrevendo novas espécies. As famílias Nerillidae, Parergodrilidae, Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae, Psammodrilidae e Saccocirridae (Worsaae & Kristensen, 2005), Aberrantidae (Rouse & Pleijel, 2001; Worsaae *et al.* 2005), Aeolosomatidae e Potamodrilidae (Struck, 2011), e Ctenodrilidae (Rouse & Pleijel, 2001) foram abordadas por serem consideradas exclusiva ou principalmente intersticiais, ou que, mesmo na ausência de registros de ocorrência já publicados para o Brasil, podem potencialmente ocorrer na região. As famílias Diurodrilidae e Dinophliidae não foram abordadas por possuírem monofilia duvidosa (Pleijel, 2001; Worsaae & Rouse, 2008). Sphinteridae não foi abordada por ser uma família exclusivamente parasita ou comensal (Augener, 1913). Da mesma maneira, também não foram consideradas famílias reconhecidamente macrofaunais, com apenas algumas espécies intersticiais, como Phyllodocidae, Acrocirridae, Syllidae e Pisionidae (Westheide, 1988). O segundo capítulo revisa as posições filogenéticas das espécies da família Saccocirridae registradas no Brasil e reconstrói os estados ancestrais dos caracteres morfológicos considerados diagnósticos, usando espécies coletadas em diversas regiões do mundo como táxons terminais. O terceiro capítulo revisa as posições filogenéticas das espécies do gênero *Protodrilus* registradas no Brasil e reconstrói os estados ancestrais dos caracteres morfológicos considerados diagnósticos, também usando espécies coletadas em diversas regiões do mundo como táxons terminais. A partir de conhecimentos sobre a morfologia funcional e a história evolutiva, abordados nos capítulos 1, 2 e 3, o quarto capítulo relaciona a diversidade das estratégias de locomoção e alimentação de *Protodrilus* spp. (Protodrilidae), *Protodriloides chaetifer* (Protodriloididae), *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Saccocirridae) e *Polygordius eschaturus* (Polygordiidae) com os processos sedimentares prevalentes em praias arenosas.

## Referências

- AUGENER, H. 1913. Polychaeten von Franz Josephland II. Zoologischer Anzeiger, 41: 253-273.
- BUNKE, D. 1967. Zur Morphologie und Systematik der Aeolosomatidae Beddard 1865 und Potamodrilidae nov. fam. (Oligochaeta). Zoologische Jahrbuecher Abteilung fuer Systematik Oekologie und Geographie der Tiere 94, 187-368.
- DI DOMENICO, M.; LANA, P.C.; GARRAFFONI, A.R.S. 2009. Distribution patterns of interstitial polychaetes in sandy beaches of southern Brazil. Marine Ecology, 30:47-61.
- DU BOIS-REYMOND MARCUS, E. 1946. On a New Archeannelid, *Saccocirrus gabriellae*, from Brazil. Comunicaciones Zoológicas del Museu de Historia Natural de Montevideo. 37(2):1-11.
- DU BOIS-REYMOND MARCUS, E. 1947. *Nerilla mediterranea* from Brazil. Comunicaciones Zoológicas del Museu de Historia Natural de Montevideo, 45(2):1-6.
- DU BOIS-REYMOND MARCUS, E. 1948. Further archiannelids from Brazil. Comunicaciones Zoológicas del Museu de Historia Natural de Montevideo 2:1-22.
- DU BOIS-REYMOND MARCUS, E. 1955. On Turbellaria and *Polygordius* from the Brazilian Coast. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade da Sao Paulo, Zoologia, 20:19-65.
- FAUCHALD, K. 1977. The polychaete worms: definition and keys to the orders, families and genera. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 28, 188 pp.
- GOODRICH, E.S. 1912. *Nerilla* an archiannelid. Quarterly Journal of Microscopical Science 57: 397-425.
- HATSCHEK, B. 1878. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. Arbeiter Zoologisk Institut und Univeristat von Wien 1:277-404.

- HERMANS, C.O. 1969. The systematic position of the Archiannelida. *Systematic Zoology*, 18, 85-102.
- JOUIN C.; GAMBI C. 2007. Description of *Saccocirrus goodrichi* sp. nov. (Annelida: Polychaeta: Saccocirridae), a new Mediterranean species and new data on the chaetae of *S. papillocercus* and *S. major*. *Cahiers de Biologie Marine* 48:381-390.
- NELSON, G.J. 1972. Phylogenetic relationship and classification. *Systematic Zoology*. 21:227-231.
- PLEIJEL, F. 2001. Dorvilleidae. In: ROUSE, G.W. & PLEIJEL, F. (eds, Polychaetes. London: Oxford University Press. 151-154p.
- PURSCHKE, G; JOUIN, C. 1988. Anatomy and ultrastructure of the ventral pharyngeal organs of *Saccocirrus* (Saccocirridae) and *Protodriloides* (Protodriloidae fam. n.) with remarks on the phylogenetic relationships within the Protodrilida (Annelida: Polychaeta). *Journal of the Zoological Society of London*, 215:405-432.
- PURSCHKE, G. 1990. Comparative electron microscopic investigation of the nuchal organs in *Protodriloides*, *Protodrilus* and *Saccocirrus* (Annelida, Polychaeta). *Canadian Journal of Zoology* 68:325-338.
- PURSCHKE, G. 1993. Structure of the prostomial appendages and the central nervous system in the Protodrilida (Polychaeta). *Zoomorphology* 113:1-20.
- PURSCHKE, G.; MÜLLER, M.C. 1996. Structures of prostomial photoreceptor-like sense in *Protodriloides* species (Polychaeta, Protodrilida). *Cahiers de Biologie Marine*, 37:205-219.
- STRUCK, T.H. 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. *Journal of Zoological Systematic and Evolution Research* 48:197–207.
- ROUSE, G.W. ; PLEIJEL, F. 2001. Polychaetes. London: Oxford University Press.
- ROUSE, G.W. ; FAUCHALD, K. 1997. Cladistics and polychaetes. *Zoological Scripta* 26:139–204.
- SANTOS, P.J.P.; SILVA, V.M.A.P. 1992/93. *Macrochaeta westheidei* n.sp., first record of Acrocirridae for the Brazilian coast (Annelida, Polychaeta). *Nerítica*, 7:7-12.

- SIEWING, R. 1954. Zur Verbeitung von *Pisionidens indica* Aiyar and Alikunnhi. Kieler Meeresforsch, 10:81-83.
- WESTHEIDE, W. 1974. Interstitielle Polychaete aus brasilianischen Sandstränden. Mikrofauna des Meeresbodens. 31:1-16.
- WESTHEIDE, W. 1984. The concept of reproduction in polychaetes with small body size: adaptations in interstitial species. Fortschritte der Zoologie, 29: 65-287.
- WESTHEIDE W. 1997. The direction of evolution within the Polychaeta. *J. Nat. Hist.* 31:1-15.
- WESTHEIDE, W.; RIEGER, R.M. 1987. Systematics of the amphiatlantic *Microphthalmus-listensis*-species-group (Polychaeta: Hesionidae): facts and concepts for reconstruction of phylogeny and speciation. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung 25(1):12-39
- WESTHEIDE, W. 1988. Polychaeta. In: Higgins, R.P.; Thiel, H. (eds). Introduction to the study of meiofauna. pp 332-344.
- WESTHEIDE, W. 2008. Polychaetes: Interstitial Families. 2ed. London, Publ. The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Science Association.
- WORSAAE, K.; KRISTENSEN, R.M. 2005. Evolution of interstitial Polychaeta (Annelida). Developments in Hydrobiology, 179:319-340.
- WORSAAE K.; NYGREN A.; ROUSE G.W.; GIRIBET G.; PERSSON J.; SUNDBERG P.; PLEIJEL F. 2005. Phylogenetic position of Nerillidae and Aberranta (Polychaeta, Annelida), analysed by direct optimization of combined molecular and morphological data. Zoologica Scripta, 34: 313-328.
- WORSAAE K.; ROUSE G.W. 2008. Is *Diurodrilus* an annelid? Journal of Morphology 269: 1426-1455.

## Sumário

Lista de Figuras.....	IV
Lista de Tabelas.....	X
<b>Capítulo 1. Manual de identificação dos poliquetas intersticiais da costa sul e sudeste do Brasil.....</b>	<b>12</b>
Resumo.....	13
Abstract.....	14
Introdução.....	15
Materiais e métodos.....	19
<i>Locais e protocolos de coleta.....</i>	<i>19</i>
<i>Tratamento do material.....</i>	<i>21</i>
Resultados.....	23
<i>Aberrantidae.....</i>	<i>27</i>
<i>Aeolosomatidae e Potamodrilidae.....</i>	<i>31</i>
<i>Ctenodrilidae.....</i>	<i>38</i>
<i>Nerillidae.....</i>	<i>47</i>
<i>Parergodrilidae e Hrabeiella.....</i>	<i>56</i>
<i>Polygordiidae.....</i>	<i>62</i>
<i>Protodrilidae.....</i>	<i>72</i>
<i>Protodriloididae.....</i>	<i>92</i>
<i>Psammodrilidae.....</i>	<i>97</i>
<i>Saccocirridae.....</i>	<i>102</i>
Referências.....	120
 <b>Capítulo 2. Filogenia molecular da família Saccocirridae (Annelida): novos dados revelam aderência entre moléculas e morfologia.....</b>	 <b>134</b>
Resumo.....	135
Abstract.....	136
1. Introdução.....	137
2. Materiais e métodos.....	139
2.1. <i>Amostragem dos táxons.....</i>	<i>139</i>
2.2. <i>Codificação morfológica.....</i>	<i>140</i>
2.3. <i>Análises moleculares.....</i>	<i>144</i>

2.4. Alinhamento e edição das sequências.....	145
2.5. Análises filogenéticas.....	146
2.6. Distribuição geográfica.....	147
3. Resultados.....	149
3.1. Análises filogenéticas.....	149
3.2. Reconstrução do estado ancestral.....	152
3.3. Distribuição geográfica.....	157
4. Discussão.....	158
4.1. Análise Filogenética.....	158
4.2. Reconstrução do estado ancestral.....	159
4.3. Distribuição geográfica.....	162
5. Conclusões.....	163
Referências.....	165

### **Capítulo 3. Reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres morfológicos em *Protodrilus* (Protodrilidae).....**

Resumo.....	172
Abstract.....	173
1. Introdução.....	174
2. Materiais e métodos.....	176
2.1. Amostragem dos táxons.....	176
2.2. Codificação morfológica.....	177
2.3. Análises moleculares.....	181
2.4. Alinhamento e edição das sequências.....	182
2.5. Análises filogenéticas.....	182
3. Resultados.....	184
4. Discussão.....	187
5. Conclusões.....	190
Referências.....	191

### **Capítulo 4. Relação das estratégias de locomoção e alimentação de poliquetas intersticiais com os processos sedimentares de praias arenosas.....**

Resumo.....	195
-------------	-----

Abstract.....	196
INTRODUÇÃO.....	197
MATERIAIS E MÉTODOS.....	199
Estratégias de alimentação e locomoção.....	199
Preferências de habitat em escala horizontal.....	201
Preferências de habitat em escala vertical.....	201
Rotinas de laboratório.....	202
Levantamento de dados ambientais.....	202
Análise dos dados.....	204
RESULTADOS.....	207
Dados ambientais.....	207
Estratégias de alimentação e locomoção.....	207
Preferências de habitat em escala horizontal.....	208
Preferências de habitat em escala vertical.....	211
DISCUSSÃO.....	213
CONCLUSÕES.....	221
LITERATURA CITADA.....	222

## Lista de Figuras

### Capítulo 1

**Figura 1.** Locais de coleta nas regiões sul e sudeste do Brasil (Atlântico sudoeste). Santa Catarina: Praias da Ilhota, Estaleirinho, Estaleiro, Navegantes e Barra Velha. Paraná: Praias Nereidas, Mansa e Atami. São Paulo: Praias do Tombo (Guarujá), Toque-Toque, Cabelo Gordo, Ilha do Itassusse (São Sebastião) e Feiticeira (Ilhabela). Rio de Janeiro: Praias do Recreio dos Bandeirantes, Barra da Tijuca, Leme e Vermelha.

**Figura 2.** Polygordiidae, A; Protodrilidae, B; Protodriloididae, C; Saccocirridae, D; Nerillidae, E; Aberrantidae, F; Psammodrilidae, G; Ctenodrilidae, H; Parergodrilidae, I; Aeolosomatidae, J; Potamodrilidae, K. (A, Schmidt & Westheide 1977; B, Aiyar & Alikunhi 1944; C, Jouin 1966; D, Westheide 2008; E, Du Bois-Reymond Marcus 1947; F, Mackie et al 2005; G, Worsaae & Sterrer 2006; H Beesley et al. 2000; I, Reisinger 1960; J, Marcus 1944; K, Bunke 1967)

**Figura 3.** *Aberranta enigmatica*. A: Região anterior (vista dorsal, antena ausente); B: Região anterior (vista ventral); C: Região anterior (vista lateral); D: Setígero 11, vista anterior; E: lobos pós-setal, setígero 11; F: Neuroseta, setígero 12. G: seta liriforme, região distal, setígero 12. H: Neuroseta ganchada, região distal, setígero 12. I: Região posterior, dorsal. J: Região posterior, ventral (cirro anal direito ausente). Escala: A e B: 200 µm; C-E, J, I: 100 µm; F-H: 10 µm. (Modificado de Mackie et al. 2005)

**Figura 4.** *Potamodrilus fluvialis*, corpo inteiro (Bunke, 1967) (A); *Hystricosoma chappuisi*, corpo inteiro (B) (Pop 1975); e *Reomorpha neizvestnovae*, corpo inteiro (C) (Bunke 1967).

**Figura 5.** *Aeolosoma gertae* (A, B e C), corpo inteiro (A), nefrídeo (B) e vista lateral do prostômio (C); *Aeolosoma headleyi* (D, E e F), corpo inteiro (D), extremidade anal (E) e fosseta ciliada e campo ciliado do lado esquerdo (F); e *Aeolosoma hemprichii* (G e H), corpo inteiro (G) e vista lateral do prostômio (H). Ilustração modificada de Marcus (1944).

**Figura 6.** Família Ctenodrilidae. Espécie de *Aphropharynx*: A - vista lateral do animal inteiro; B – cerda capilar; C – gancho multidentado. cap, cerda capilar; gch, gancho; peri, peristômio; pig, pigídio; prob, probóscide; trat, trato (Desenhos modificados de Beesley et al. 2000).

**Figura 7.** *Rhaphidrilus nemasoma*, A; *Raricirrus maculatus*, B; *Ctenodrilus serratus*, C; *Aphropharynx heterochaeta*, D. (A, Monticelli 1910; B, Petersen & George 1991; C, Hartman 1944, D, Wilfert 1974)

**Figura 8.** *Ctenodrilus* cf. *serratus*, microscopia ótica de indivíduos vivos, (A) vista lateral de indivíduo completo com indicação do prostômio (pr), peristômio (pe), boca (mo) e pigídio (pig); (B) detalhe do gancho (gch) dentado indicando um dos dentes (te) e a pigmentação da epiderme (ep); (C) Vista de indivíduos (ip) em reprodução asexuada por paratomia, setas indicando a separação entre indivíduos em formação; (D) vista lateral da região anterior com as setas indicando o peristômio vestigial e a faringe (ph); (E) detalhe de um paratómo (ip) e (F) vista lateral da região posterior.



**Figura 9.** *Nerilla mediterranea* (A) e *Mesonerilla ecuadoriensis* (B). Modificados de Du Bois-Reymond Marcus (1947) e de Schmidt & Westheide (1977); escala de 0,2 mm).

**Figura 10.** *Leptonerilla*, A; *Mesonerilla*, B; *Nerilla*, C; *Meganerilla*, D; *Nerillidopsis*, E; *Thalassochaetus*, F; *Micronerilla*, G; *Longipalpa*, H; *Trochonerilla*, I; *Nerillidium*, J; *Troglochaetus*, K; *Afronerilla*, L; *Psammoriedlia*, M; *Aristonerilla*, N; *Paranerilla*, O; *Bathychaetus*, P; *Xenonerilla*, Q; *Akessoniella*, R. (A, Sterrer & Ilife 1982; B, Schmidt & Westheide 1977; C, de Du Bois-Reymond Marcus 1947; D, Boaden 1961; E, Jouin 1967; F, Ax 1954; G, Swedmark 1959; H, Worsaae et al. 2004; I, Tzelin & Saphonov, 1992; J, Remane, 1928; K, Delachaux 1921; L e P, Faubel 1978; M, Kirsteuer 1966; N, Müller 2002; O, Jouin & Swedmark 1965; Q, Müller et al. 2001; R, Tzetlin & Larinov, 1988)

**Figura 11.** *Nerilla mediterranea*, exemplares fotografados vivos em microscópio, coletados na Ilha do Itassusse, São Paulo. (A) Vista dorsal de um indivíduo vivo indicando antenas (an), palpo (pa), cirro interramal do primeiro setífero (se1), setífero dois (se2), três (se3), quatro (se4), cinco (se5), seis (se6), sete (se7), oito (se8), nove (se9), parapódio do segmento quatro e cirro pigidial (pc); (B) vista da região anterior indicando manchas oclares vermelhas (oc) e faringe (ph); (C) vista da região mediana indicando as cerdas capilares (cc).

**Figura 12.** *Stygocapitella subterranea* (A e B), corpo de um macho adulto completo mostrando a anatomia interna, visão lateral (A) e feixe de cerdas de um segmento posterior com cerdas bilimbadas e furcadas (B); *Hrabeilla periglandulata* (C), espécime completo mostrando as glândulas epidérmicas, visão lateral. Ilustração (A) retirada de Reisinger (1960); (B) modificada de Karling (1958) e (C) modificada de Pizl & Chalupsky (1984).

**Figura 13.** *Polygordius eschaturus* região anterior (A); pigídio (B) ilustrando. Modificado de Du Bois-Reymond Marcus (1948).

**Figura 14.** *Polygordius eschaturus*, indivíduo fotografado vivo (sob microscopia ótica), região anterior (A) ilustrando antenas (ann), prostômio (po) e boca (mo); pigídio (py) (B) ilustrando glândulas adesivas pigidiaias (ag) e cirro pigidial (pc).

**Figura 15.** *Polygordius eschaturus* (MEV), região anterior (A) ilustrando antenas (ann), prostômio (po) e boca (mo); pigídio (B) ilustrando glândulas adesivas pigidiaias (ag).

**Figura 16.** *Polygordius leo*, região anterior (A); pigídio (B). Modificado de Du Bois-Reymond Marcus (1948).

**Figura 17.** *Polygordius appendiculatus*, a região anterior (A); pigídio (B) ilustrando apêndices pré-terminais pigidiaias. Modificado de Cowles (1903).

**Figura 18.** *Polygordius appendiculatus* (MEV), região anterior (A) ilustrando antenas (ann) e prostômio (po); pigídio (py)(B), ilustrando apêndice pré-terminas pigidiaias (pta).

**Figura 19.** *Protodrilus hypoleucus*, A; *Parenterodrilus taenioides*, B. A, Jouin 1970; B, Jouin 1992.

**Figura 20.** *Protodrilus corderoi* (A;B), região anterior (A), pigídio (B). Modificada de Du Bois-Reymond Marcus (1948).

**Figura 21.** Morfologia de *Protodrilus corderoi* (sob microscopia ótica). (A) vista interna e ventral, indicando a musculatura oblíqua (om), morfologia interna das glândulas segmentares adesivas (sag) e ciliação ventral; (B) vista

dorsal anterior, indicando as glândulas epidérmicas (eg) e parte externa das glândulas segmentares adesivas (sag); (C) vista dorsal do palpo (pa) indicando os cílios sensoriais (jc); (D) vista anterior de um indivíduo adulto indicando palpos (pa), cílios sensoriais (jc), prostômio (pr), peristômio (pe) e glândulas salivares (sg); (E) vista ventral anterior indicando prostômio (pr) inserção dos palpos (pa) e cílios ventrais peristomiais (pvb); (F) vista lateral de um macho fixado e corado com shirlastina indicando peristômio (pe) prostômio (pr) e palpos (pa). Triângulos indicando septos dos segmentos.

**Figura 22.** Morfologia externa de *Protodrilus corderoi* (MEV). (A) vista lateral de um macho indicando peristômio (pe) prostômio (pr), palpos (pa), ciliação ventral (vc), órgão lateral contínuo (lo) e gonóporos (go); (B) detalhe de uma glândula segmentar adesiva (sg), (C) vista lateral anterior indicando posição dos órgãos nucais (no); (D) vista lateral dos palpos mostrando disposição dos cílios sensoriais (jc), (E) vista ventral anterior indicando banda ciliar nos palpos (cb), boca (m) e ciliação ventral (vc); (F) vista ventral mostrando um órgão segmentar (sg) e ciliação ventral (vc); (G) vista ventral da região posterior indicando um lobo pigidial (pyl), (H) visão lateral do segmento 9 mostrando uma região do órgão lateral (lo) de um macho e a o gonóporo (go).

**Figura 23.** Morfologia de *Protodrilus* sp. nov. 1 (sob microscopia ótica). (A) vista anterior indicando os palpos (pa), prostômio (pr), peristômio (pe) e bulbo faringeal (ph), boca (mo), glândulas salivares (sg), trato digestório (gu) e musculatura oblíqua (om), (B) vista da região mediana de uma fêmea indicando os ovócitos (oo) e a ciliação ventral (vc); (C) composição de duas fotos indicando as glândulas epidérmicas (eg) em todo o corpo e as glândulas bacilares (bg); (D) vista do segmento 20 de uma fêmea indicando os ovócitos (oo) dentro de pacotes bilaterais e o trato digestório (gu); (E) vista posterior de uma fêmea indicando os ovócitos (oo) dentro de pacotes bilaterais; o trato digestório (gu), ânus (an) e pigídio (py); (F) vista anterior de um indivíduo adulto indicando palpos (pa), prostômio (pr), peristômio (pe) e bulbo faringeal (ph). Triângulos indicando septos dos segmentos.

**Figura 24.** Morfologia de *Protodrilus* sp. nov. 1 (MEV). (A) vista lateral de um macho indicando peristômio (pe), anel ciliar (cr), ciliação ventral (vc), órgão lateral segmentado 1 (lo1), 2 (lo2), 3 (lo3) e 4 (lo4) (B) vista lateral dos palpos mostrando disposição dos tufo de cílios (ct); (C) vista dorsal anterior indicando palpos (pa), prostômio (pr), posição dos órgãos nucais (no), peristômio (pe), e anéis ciliares (cr); (D) vista ventral anterior indicando banda ciliar nos palpos (pvb), boca (m); ciliação ventral (vc); porção ventral do prostômio (prv) e peristômio (pe); (E) vista lateral anterior indicando palpos (pa), posição dos órgãos nucais (no), peristômio (pe), e anéis ciliares (cr); (F) vista ventral da região posterior indicando um lobo pigidial (pyl), ânus (an) e glândulas adesivas (ag); (G) vista ventral de um segmento indicando tufo de cílios (ct), banda ciliar médio-ventral (vb) e glândulas bacilares (bg); ciliação ventral (vc); porção ventral do prostômio (prv) e peristômio (pe); (H) vista lateral do segmento 11 e 12 mostrando o quinto e o sexto órgão lateral (lo5, lo6) e de um macho e os gonóporos (go).

**Figura 25.** Morfologia de *Protodrilus* sp. (A) vista ventral indicando as glândulas bacilares (bg) e a ciliação ventral (vc); (B) vista posterior indicando um dos lobo do pigídio (pyl); (C) vista lateral anterior de um indivíduo adulto indicando palpo (pa), estatocisto (st), prostômio (pr), peristômio (pe), cílio

sensorial (jc), abertura das glândulas salivares (sgo) e bulbo faringeal (ph); (D) vista anterior indicando a boca (mo), as glândulas salivares (sg) e o trato digestório (gu); (E) vista lateral de um macho indicando o primeiro órgão lateral (lo1), e o décimo (lo10); (F) vista lateral de um segmento indicando uma célula das glândulas salivares (sgc). (A-D) Indivíduos fotografados vivos com microscópio óptico, (E) microscopia eletrônica de varredura e (F) indivíduos fixados fotografados com microscópio ótico.

**Figura 26.** *Protodriloides chaetifer*, região anterior, pigídio, cerda em forma de gancho. Modificado de Jouin (1966).

**Figura 27.** *Psammodrillus moebjergi*. (A) Visão dorsal de um hermafrodita. (B) Espermatozóide. (C) Unicini. (D) Acícula. Modificado de Worsaae & Sterrer (2006).

**Figura 28.** *Saccocirrus gabriellae*, (A e C) região anterior, (B) cerdas, (D) pigídio. Ilustrações modificadas de Du Bois-Reymond Marcus (1948).

**Figura 29.** *Saccocirrus gabriellae* (sob microscopia ótica) (A) vista dorsal da região anterior de um indivíduo adulto vivo indicando palpos (pa), canal interno do palpo (ic), prostômio (pr), boca (mo), setígero 1 (se1), bulbo faringeal (ph) e esôfago (es) (B) vista interna do bulbo faringeal indicando tufo ciliar associado ao parapódio (sct) (C) região anterior, vista lateral, (D) vista da cerda maior (ls) do parapódio (pp), (E) vista ventral do pigídio indicando lobo pigidial (pyl) e papilas pigidiaes (pp) e (F) vista lateral da farínge indicando a abertura anterior do esôfago (aog).

**Figura 30.** *Saccocirrus gabriellae* (MEV). (A) vista dorsal da região anterior indicando palpos (pa), prostômio (pr), tufo ciliar associado ao parapódio (sct), setígero 1 (se1), parapódio (pp) e órgão nugal (no); (B) vista dorso-lateral da região anterior indicando ciliação do palpo (pdc) e ciliação transversal do prostômio; (C) região anterior, vista ventral indicando ciliação ventral do palpo (pvc) e ciliação no entorno da boca (mp); (D) vista anterior ventral ampliada da inserção dos palpos; (E) vista do parapódio indicando as cerdas longas (ls), médias (ms) e curtas (ss); (F) cerda média (bífida espinhosa) indicando dentes (te) e um dos lados da cerda (pg); (G) cerda curta; (H-I) cerda longa capilar em forma de lira indicando a presença de um dente (te); (J) vista ventral do pigídio indicando lobo pigidial (pyl) glândulas adesivas (ag) e ânus (an).

**Figura 31.** *Saccocirrus pussicus*, região anterior, cerdas simples, pigídio. Ilustrações retiradas de Marcus (1948).

**Figura 32.** Relações morfométricas de *Saccocirrus* sp. nov. 1. (A) comprimento total médio (mm) de fêmeas, juvenis e machos; (B) Correlação entre número total de segmentos e comprimento total, (C) média do total de segmentos férteis entre fêmeas, juvenis e machos e (D) relação entre o comprimento do primeiro segmento fértil e o comprimento do corpo.

**Figura 33.** *Saccocirrus* sp. nov. 1 de Barra Velha (Santa Catarina, Brasil) (A) macho, corpo inteiro indicando palpos (pa), prostômio (pr), vigésimo primeiro setígero (se21) primeira vesícula seminal (sv1), vigésima vesícula seminal (sv20) e pigídio (py) (B) região anterior dorsal indicando o canal dos palpos (pc) e ocelos (oc) (C) esôfago indicando esôfago granular (go), região anterior do trato digestório (ag), cerda (s) e tufo ciliar setígero (sct) (D), presença de grãos no conteúdo estomacal de um juvenil (gc) e região média do trato digestório (mg) (E) vesículas seminais de um macho (sv), mostrando disposição bilateral e setígero (se35) (F) detalhes da vesícula seminal

indicando o pênis (p) e as linhas de suporte (sr) (G) óvulos (eg) dispostos bilateralmente, (H) pigídio (py) e ânus (an).

**Figura 34.** Imagens de MEV de *Saccocirrus* sp. nov. 1 de Barra Velha (Santa Catarina, Brasil) (A) vista dorsal da região anterior indicando palpos (pa), ciliação do palpo (cp), prostômio (pr), tufo ciliar associado ao parapódio (sct), setígero 1 (se1), parapódio (pp) e órgão nugal (no); (B) região anterior, vista ventral indicando boca (mo), ciliação interna da boca (cm) e anéis granulares (gr); (C) vista dorso lateral da região anterior indicando ciliação do palpo (cp) e ciliação apical (ac); (D) vista ventral do pigídio indicando lobo pigidial (pyl) glândulas adesivas (ag) e anus (an); (E) Vista do parapódio indicando as cerdas longas (ls), média (ms) e curta (ss); (F) Cerdas longas capilares em forma de lira indicando os ápices em forma de remos (pg); (G) Cerdas médias espinhosas indicando dentes (te) e um dos lados da cerda (pg); (H) Cerdas curtas.

## **Capítulo 2**

**Fig. 1.** Topologias inferidas por consenso de maioria por máxima verossimilhança (a) e bayesiana (b) para quatro genes combinados e com o conjunto de dados particionados por genes. Suporte de ramos representados na legenda. Família Saccocirridae representada pelo quadro preto, grupo “*krusadensis*” representado pelo quadro azul e “*papillocercus*” representado pelo quadro vermelho.

**Fig. 2.** Reconstrução do estado ancestral de Saccocirridae baseada em verossimilhança da (a-b) faringe muscular e (c-d) banda ciliar médio-ventral, sobre as árvores de consenso de maioria construídas por máxima verossimilhança (a, c) e inferência bayesiana (b, d). Microscopia ótica da faringe muscular (mp) de *Saccocirrus gabriellae* (e) e do esôfago granular (ge) da região anterior sem faringe muscular de *Saccocirrus* sp. nov. 1 (f). Microscopia eletrônica de varredura da banda ciliar médio-ventral (mcb) de *S. jouinae* (g) e da região anterior de *Saccocirrus* (Giglio) sem mcb (h), mostrando a boca (mo) e os palpos (pa). Em vermelho o grupo “*papillocercus*” e azul o grupo “*krusadensis*”.

**Fig. 3.** Reconstrução do estado ancestral de Saccocirridae baseada em verossimilhança da vesícula seminal sobre as árvores de consenso de maioria construídas por máxima verossimilhança (a) e inferência bayesiana (b). Microscopia ótica da vesícula seminal (sv) de *Saccocirrus* sp. nov. 1 (c) e da vesícula seminal do lado esquerdo *Saccocirrus krusadensis* (d). Em vermelho o grupo “*papillocercus*” e azul o grupo “*krusadensis*”.

**Fig. 4.** Reconstrução do estado ancestral de Saccocirridae baseada em verossimilhança do (a-b) tipo de cerdas capilares e (c-d) da presença de cerdas capilares sobre as árvores de consenso de maioria construídas por máxima verossimilhança (a, c) e inferência bayesiana (b, d). Microscopia eletrônica de varredura da cerda lirada de lados iguais (le) de *Saccocirrus sonomacus* (e) e da cerda lirada com lados desiguais (lu) de *Saccocirrus tridentiger* (f). Em vermelho o grupo “*papillocercus*” e azul o grupo “*krusadensis*”.

**Fig. 5.** Distribuição dos grupos “*papillocercus*” e “*krusadensis*” com base nos registros das tabelas 1 e 4.

### **Capítulo 3**

**Fig. 1.** Árvore de consenso de maioria de máxima verossimilhança (A) e inferência bayesiana (B) representando 33 espécies de *Protodrilus* e *Protodriloides chaetifer*, *Saccocirrus* sp. nov. 1 e *Saccocirrus jouinae*, com os quatro principais clados formados: Clado 1 (vermelho), Clado 2 (verde), Clado 3 (azul), Clado 4 (amarelo).

**Fig. 2.** Reconstrução do estado ancestral de Protodrilidae baseada no critério de parcimônia de (A) comprimento total do palpo, (B) posição da banda ciliar no palpo, (C) comprimento total do corpo e (D) número de bandas ciliares no peristômio. Legendas ilustram os estados para cada um dos caracteres.

### **Capítulo 4**

Fig. 1. Área de estudo com a localização das praias amostradas

Fig. 2. Estimativa do tamanho de grão ótimo (e intervalo de confiança de 95% baseado em 10000 aleatorizações, em cinza) para a maior densidade esperada de (A) *Saccocirrus* sp. nov. 1, (B) *Protodrilus* spp., (C) *Polygordius eschaturus* e (D) *Protodriloides* spp., obtida por modelo de regressão quantílico *spline*

Fig. 3. Estimativas da assimetria da distribuição granulométrica ótima (intervalo de confiança de 95% baseado em 10000 aleatorizações, em cinza) para o maior número esperado de (A) *Saccocirrus* sp. nov. 1, (B) *Protodrilus* spp., (C) *Polygordius eschaturus* e (D) *Protodriloides* spp., obtida por modelo de regressão quantílico *spline*.

Fig. 4. Densidade de (A) *Saccocirrus* sp. nov.1, (B) *Protodrilus* spp., (C) *Polygordius eschaturus* por 10 cm<sup>2</sup> e (D) Número de táxons nas praias de Estaleiro e Estaleirinho, em 3 pontos (P1, P2, P3), em quatro estratos do sedimento (0-10, 10-20, 20-30, 30-40 cm).

## Lista de Tabelas

### **Capítulo 1**

**Tabela 01.** Características merísticas e morfométricas (em  $\mu\text{m}$ ) do neótipo, das lâminas montadas do material tipo e da literatura\* de *P. corderoi*. *Abreviações:* C., comprimento, N., número; L., largura; Max., máximo. Min., mínimo.\* Du Bois-Reymond Marcus (1948).

**Tabela 02.** Características merísticas e morfométricas (em  $\mu\text{m}$ ) do holótipo e das lâminas montadas do material tipo de *Protodrilus* sp. nov. 1. *Abreviações:* C., comprimento, N., número; L., largura; Max., máximo. Min., mínimo.

**Tabela 03.** Características merísticas e morfométricas (em  $\mu\text{m}$ ) de *Protodrilus* sp montado em lâminas . *Abreviações:* C., comprimento, N., número; L., largura; Max., máximo. Min., mínimo.

**Tabela 04.** Medidas de *Saccocirrus* sp. nov. 1. Holótipo, Média (Me), máximo (Max.), mínimo (Min), Número de indivíduos medidos (N), comprimento (C) e largura (L).

**Tabela 05.** Sumário das estruturas morfológicas mais relevantes para a diagnose de espécies de *Saccocirrus*. Em negrito *Saccocirrus*. sp. nov. 1.

### **Capítulo 2**

**Tabela 1** Lista das espécies, grupos morfo-funcionais, localidades, regiões e número de acesso do GenBank do material usado para análise filogenética de Saccocirridae.<sup>1</sup> Sequências do grupo interno submetidas para o Genbank (grp 3494236) em revisão;\* Espécies novas tratadas como unidades taxonômicas operacionais (UTOs)

**Tabela 2** Codificação dos táxons e caracteres morfológicos (Tabela 3) usados na análise filogenética de Saccocirridae.

**Tabela 3** Caracteres morfológicos e codificação usadas na análise filogenética de Saccocirridae.

**Tabela 4** Primers específicos utilizados para a ampliação das regiões 18S do rDNA, 28S rDNA, 16S rDNA ribossomal e Histona 3 de anelídeos.

**Tabela 5** Modelos usados para cada uma das quatro partições (genes). GTR, modelo geral de tempo-reverso; K2 modelo de Kimura dois parâmetros (K80); G modelo adicional de substituição de heterogeneidade da taxas de evolução entre caracteres.

**Tabela 6** Espécies, localidade tipo, distribuição e referências consultadas para o georreferenciamento

### **Capítulo 3**

**Tabela 1** Códigos de identificação, espécies, localidades e áreas geográficas dos táxons usados na análise filogenética de *Protodrilus*.

**Tabela 2** Codificação dos táxons e caracteres morfológicos (Tabela 3) usados na análise filogenética de *Protodrilus*.

**Tabela 3** Caracteres morfológicos e codificação usadas na análise filogenética de *Protodrilus*

**Tabela 4** Primers específicos utilizados para a ampliação das regiões 18S do rDNA, 28S rDNA, 16S rDNA ribossomal e Histona 3 de anelídeos.

#### **Capítulo 4**

Tabela 1. Estimativa do tamanho médio de grão ótimo (e intervalo de confiança de 95% baseado em 10000 aleatorizações) para cada um dos táxons mais abundantes obtidos por modelo de regressão quantílica *spline* (do grau indicado).

Tabela 2. Estimativas da assimetria ótima (e intervalo de confiança de 95% baseado em 10000 aleatorizações) para cada um dos táxons mais abundantes obtidos por modelo de regressão quantílica *spline* (do grau indicado).

Tabela 3. Análise de variância para os táxons selecionados. Termos significativos de interesse estão destacados em negrito. <sup>1</sup>transformação para

**MANUAL DE IDENTIFICAÇÃO DOS POLIQUETAS INTERSTICIAIS DA  
COSTA SUL E SUDESTE DO BRASIL**

Capítulo formatado para a revista-alvo *Marine Biology Research*

Artigos em preparação:

**Diversity of *Protodrilus* in beaches from Southern Brazil**

Autores: Maikon Di Domenico, Alejandro Martinez, Paulo Lana e Katrine Worsaae

**A surfer annelid: *Saccocirrus undimus* n. sp. from sandy beaches of the southwestern Atlantic**

Autores: Maikon Di Domenico, Alejandro Martinez, Tito C.M. Almeida, Paulo Lana e Katrine Worsaae



## Resumo

Famílias de poliquetas exclusivamente intersticiais como Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae, Saccocirridae, Nerillidae, Dinophilidae, Diurodrilidae, Parergodrilidae, Psammodrilidae foram historicamente consideradas membros de um grupo taxonômico denominado Archiannelida. Mesmo sabendo-se hoje que não formam um grupo monofilético, sua ocorrência em um mesmo habitat justifica que sejam tratados como um único grupo funcional, chamado de “poliquetas intersticiais” ou “meiofaunais”. O conhecimento taxonômico do grupo é claramente insatisfatório. Apesar dos importantes estudos de Wilfred Westheide, Gunther Purschke, Claude Jouin e seus alunos, é bastante provável que apenas uma pequena fração das espécies existentes tenha sido reconhecida e descrita. No Brasil, somente Eveline Du Bois-Reymond Marcus publicou estudos taxonômicos de poliquetas intersticiais entre os anos de 1940 e 1955. Considerando o estado atual do conhecimento das famílias de poliquetas exclusivamente intersticiais no mundo e principalmente na costa brasileira, há uma clara necessidade de levantamentos taxonômicos básicos, pois o grupo certamente apresenta uma diversidade muito maior do que a conhecida. Este capítulo teve como objetivo realizar o levantamento taxonômico das espécies de poliquetas intersticiais das regiões sudeste e sul da costa brasileira, descrevendo novos táxons e revisando as espécies anteriormente conhecidas. O levantamento incluiu Aeolosomatidae e Potamodrilidae (*Aeolosoma gertae*, *Aeolosoma headleyi*, *Aeolosoma hermprichii*), Ctenodrilidae (*Ctenodrilus serratus*), Nerillidae (*Nerilla mediterrânea*), Polygordiidae (*Polygordius eschaturus*, *P. appendiculatus*, *P. leo*), Protodrilidae (*Protodrilus corderoi*, *Protodrilus* sp. nov. 1, *Protodrilus* sp.), Protodriloididae (*Protodriloides chaetifer*) e Saccocirridae (*Saccocirrus gabriellae*, *Saccocirrus pussicus*, *Saccocirrus* sp. nov. 1). Foi ainda incluída uma revisão crítica do estado atual de conhecimento das famílias Aberrantidae, Parergodrilidae e Psammodrilidae, mesmo na ausência de registros para a costa do Brasil.

## **Abstract**

All interstitial polychaete families, traditionally classified within the artificial order Archiannelida, can be regarded as a single functional group, since they share a common habitat and similar trophic functions. This group includes members of the families Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae, Saccocirridae, Nerillidae, Dinophilidae, Parergodrilidae and Psammodrilidae. Diurodrilidae, although proved to have a bilaterian lineage with uncertain phyletic affinities, is also usually considered within this group. Interstitial larvae or juveniles of macrofaunal species, which temporarily inhabit the interstitial spaces, are also considered within the meiofaunal compartment. The taxonomic status of the group as a whole is still unsatisfactory. Despite the relevant contributions of Wilfred Westheide, Gunther Purschke, Claude Jouin and their students, only a small fraction of existing species have been recognized and described. In Brazil, the only taxonomic studies of interstitial polychaetes were made by Eveline du Bois-Reymond Marcus, between 1940 and 1955. This situation claims for basic taxonomic surveys in the world and especially along the Brazilian coast,. This chapter is a taxonomic survey of the interstitial polychaete species from the southeastern and southern Brazilian coasts, describing new taxa and revising previously known species. The following families, with their respective species, were included: Aeolosomatidae and Potamodrilidae (*Aeolosoma gertae*, *Aeolosoma headleyi*, *Aeolosoma hermprichii*), Ctenodrilidae (*Ctenodrilus serratus*), Nerillidae (*Nerilla mediterranea*), Polygordiidae (*Polygordius eschaturus*, *P. appendiculatus*, *P. leo*), Protodrilidae (*Protodrilus corderoi*, *Protodrilus* sp. nov. 1, *Protodrilus* sp.), Protodriloididae (*Protodriloides chaetifer*) and Saccocirridae (*Saccocirrus gabriellae*, *Saccocirrus pussicus*, *Saccocirrus* sp. nov. 1). We also present a critical review of the Aberrantidae, Parergodrilidae and Psammodrilidae, though they have not been reported from the Brazilian coast as yet.

## Introdução

Os poliquetas intersticiais habitam os espaços entre os grãos de sedimento. Mesmo que não formem um grupo monofilético, sua ocorrência em um mesmo habitat justifica que sejam tratados como um único grupo funcional, chamado de “poliquetas intersticiais” ou “meiofaunais” (Westheide 2008). O grupo compreende espécies de famílias exclusivamente intersticiais, espécies intersticiais de famílias predominantemente infaunais e larvas ou juvenis da macrofauna que habitam temporariamente os espaços intersticiais.

Famílias exclusivamente intersticiais como Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae, Saccocirridae, Nerillidae, Dinophilidae, Diurodrilidae, Parergodrilidae, Psammodrilidae foram historicamente consideradas membros do grupo Archiannelida (Hatschek 1878; Goodrich 1912; Hermans 1969). Hatschek (1878) considerou *Polygordius* (que nesta época incluía espécies atualmente referidas a *Protodrilus*) como o anelídeo mais primitivo e posicionou *Saccocirrus* próximo a *Polygordius*, que dele difere pela presença de cerdas. Goodrich (1901) já argumentava que os caracteres considerados primitivos por Hatschek (1878) não o eram necessariamente, mas provavelmente representariam regressões. Apesar deste primeiro alerta, a visão prevalecente no século XX foi a de que Archiannelida representava de fato um grupo primitivo dos poliquetas. Hermans (1969) foi um dos primeiros a rejeitar essa visão, argumentando que o grupo Archiannelida era formado por uma associação polifilética caracterizada por convergências adaptativas derivadas do hábito de vida intersticial. Finalmente, Fauchald (1977) sugeriu que as várias famílias de Archiannelida são “famílias com afinidade incerta”. Westheide (1984; 1987) demonstrou a existência de uma variedade de histórias de vida dentro do grupo, associadas a diferentes origens progenéticas, questionando assim a validade dos arquianelídeos como categoria taxonômica válida. Worsaae & Kristensen (2005) apresentaram a mais recente revisão sistemática dos poliquetas intersticiais, mostrando que cada família tem de fato uma história evolutiva independente.

A estas famílias somam-se Aeolosomatidae e Potamodrilidae, anteriormente consideradas dentro de Clitellata (Bunke, 1967) e atualmente posicionadas como Polychaeta *incertae sedis* (Rouse & Pleijel, 2001) ou Sedentaria *incertae sedis* (Struck, 2011).

Atualmente, as famílias Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae são posicionadas, com pouco suporte filogenético, dentro de Canalipalpata pela possível presença de canais internos nos palpos (Rouse & Pleijel, 2001). A presença de cerdas compostas em alguns representantes de Nerillidae suportam sua provável inclusão em algum grupo de Aciculata (Rouse & Fauchald 1997; Rouse & Pleijel 2001). Purschke & Jouin (1988) sustentaram a definição e inclusão das famílias Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae na ordem monofilética Protodrilida, caracterizada pela presença de palpos no prostômio, corpo alongado e glândulas adesivas pigidiais. Mais recentemente, abordagens filogenômicas posicionaram estas famílias como basais à radiação dos Annelida (Struck et al. 2011; Struck 2011), que voltariam a englobar os grupos Sedentaria e Errantia, em desuso nas últimas décadas. Entretanto, a decisão dos autores em manter o clado basal aos demais Annelida foi tomada a *posteriori* e usou resultados de estudos moleculares pretéritos (Struck et al. 2007; 2008; Zrzavy et al. 2009; Dordel et al. 2010).

Protodrilidae tem 32 espécies distribuídas em dois gêneros. O gênero *Parenterodrilus* Jouin, 1992 é constituído apenas pela espécie *Parenterodrilus taenioides*. A família é caracterizada pela presença de palpos conectados atrás do cérebro. O gênero *Protodrilus* Hatschek, 1880 compreende 31 espécies. Destas, apenas *Protodrilus corderoi* Marcus, 1948 foi registrada no Brasil. Von Nordheim (1989) resumiu os estados dos principais caracteres diagnósticos das 31 espécies descritas para *Protodrilus*. Detalhes sobre a morfologia, história de vida e ocorrência de *Parenterodrilus* podem ser encontrados nas publicações de Jouin (1979; 1992).

Saccocirridae consiste de 23 espécies nominais em um único gênero, *Saccocirrus* Bobretzky, 1871. A família é caracterizada pela presença de ampolas na base dos palpos, segmentação aparente e parapódios dorsais.

Brown (1981) estudou a distribuição geográfica das espécies de *Saccocirrus* e apresentou a mais recente revisão sistemática da família.

Protodriloididae tem apenas duas espécies, ambas pertencentes ao gênero *Protodriloides* Jouin, 1966. As duas espécies conhecidas haviam sido originalmente referidas ao gênero *Protodrilus*, mas Jouin (1966) reconheceu diferenças morfológicas na estrutura dos seus palpos, na sua biologia reprodutiva e no seu desenvolvimento larval, estabelecendo o gênero *Protodriloides*. Purschke & Jouin (1988) mostraram que a ultraestrutura da faringe ventral de *Protodriloides* é homóloga à da faringe ventral de *Protodrilus*, *Parenterodrilus* e *Saccocirrus*. Porém, a falta da língula na faringe ventral, os palpos semelhantes a extensões do prostômio e sem um canal central, a retenção ventral da ciliação larval, espermatozóides sem flagelo, ovos vitelínicos grandes depositados em casulos, a fertilização externa e o desenvolvimento direto de larva bêntica, deram suporte filogenético para o estabelecimento da família Protodriloidae, posteriormente renomeada como Protodriloididae (Fauchald & Rouse 1997).

Polygordiidae tem um único gênero, *Polygordius* Schneider, 1868 com 16 espécies e duas subespécies descritas até o momento. Excelentes e atualizadas revisões sobre a sistemática desta família foram feitas por Rota & Carchini (1999) e Ramey et al. (2006). *Polygordius* continua sendo o centro das atenções de muitos zoólogos. Foi estudando estes animais que Hatschek (1878) usou pela primeira vez o termo trocófora, que seria a forma larval de um animal hipotético denominado “Trochozoa”.

Com 51 espécies em 18 gêneros descritos, Nerillidae é a família meiofaunal com maior número de representantes. *Aberranta* (Aberrantidae) é grupo irmão de nerílideos, com ele compartilhando a presença de uma faixa ciliar meio-ventral (Worsaae et al. 2005). Algumas espécies podem não apresentar um verdadeiro hábito intersticial, executando movimentos natatórios e cavadores que podem muitas vezes deslocar grãos da matriz sedimentar (Worsaae & Kristensen 2005).

A validade da família Dinophilidae é questionável. Westheide (2008) considerou dois gêneros válidos, *Dinophilus* e *Trilobodrilus*. Eibe-Jacobsen & Kristensen (1994), a partir da observação de características progenéticas, consideraram o gênero *Dinophilus* como membro da família Dorvilleidae, o

que foi aceito por Rouse & Pleijel (2001) e Worsaae & Kristensen (2005). Rousset et al. (2007) trataram Dinophilidae novamente como família nas suas análises filogenéticas.

Diurodrilidae tem seis espécies no gênero *Diurodrilus* (Worsaae & Kristensen 2005). *Diurodrilus* havia sido anteriormente referido à família Dinophilidae, mas Kristensen & Niilonen (1982) reconheceram características próprias que suportaram uma nova família Diurodrilidae. Worsaae & Rouse (2008) mostraram por meio de análises moleculares e morfológicas dos músculos e do sistema nervoso que estes organismos devem estar próximos aos filos Gnathostomulida ou Gastrotricha e devem ser referidos a *Spiralia incertae sedis*.

Psammodrilidae tem cinco espécies descritas em um único gênero, *Psammodrilus* Swedmark, 1952. *Psammodriloides* Swedmark, 1958, foi sinonimizado com *Psammodrilus* com base na descrição de duas novas espécies encontradas nas Bermudas (Worsaae & Sterrer 2006). *Psammodriloides* não possui nenhuma apomorfia e não pode ser diagnosticado exceto pela combinação de alguns poucos caracteres pedomórficos. Swedmark (1958) sugeriu que *Psammodriloides fauveli* foi originada por neotenia a partir de um psammodrilídeo macrofaunal e usou isso como argumento para erigir um novo gênero. Desta maneira restam poucos argumentos para aceitar *Psammodriloides* como um gênero válido (Worsaae & Sterrer 2006).

Parergodrilidae é composta pelas espécies *Parergodrilus heideri* Reisinger, 1925 e *Stygocapitella subterranea* Knöllner, 1934 (Worsaae & Kristensen 2005). Parergodrilidae e *Hrabeiella* são enigmáticos anelídeos terrestres ou marinhos, atualmente classificados como poliquetas (Rota 1998; Purschke 1999). O gênero *Hrabeiella* é tratado em conjunto com Parergodrilidae devido à sua evidente similaridade morfológica (Rouse & Pleijel 2001)

Neste capítulo apresentamos um levantamento taxonômico dos poliquetas intersticiais da costa do sul e sudeste do Brasil, incluindo Aeolosomatidae, Potamodrilidae, Ctenodrilidae, Nerillidae, Polygordiidae, Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae. Fornecemos informações sobre grupos que potencialmente podem aparecer na região, como

Aberrantidae, Parergodrilidae e Psammodrillidae. Foi incluída uma avaliação crítica do estado atual de conhecimento das famílias. O capítulo ainda descreve as metodologias de coleta e processamento e as principais características diagnósticas para identificação de famílias, gêneros e espécies, incluindo re-descrições de espécies já conhecidas e descrições de novas espécies.

## **Materiais e métodos**

### *Locais e protocolos de coleta*

Os animais foram coletados em praias arenosas nos estados de Santa Catarina (SC), Paraná (PR), São Paulo (SP) e Rio de Janeiro (RJ) por meio de uma campanha intensiva de amostragem durante abril de 2008 a setembro de 2011 (Figura 1). Algumas praias foram priorizadas por apresentarem elevada abundância e diversidade de poliquetas intersticiais, já registradas por Di Domenico et al. (2009) ainda não descritas. As praias da Ilha de São Sebastião e da região do Guarujá (SP) foram amostradas com o objetivo adicional de coletar e revisar as espécies descritas por du Bois-Reymond Marcus (1946; 1947; 1948; 1955). As praias do Recreio dos Bandeirantes, Barra da Tijuca, Leme e Vermelha no Rio de Janeiro foram amostradas por já terem registros de poliquetas intersticiais.

Em cada localidade foram coletadas amostras na zona de espraçamento, zona de arrebentação e fundos arenosos (2 – 5 m de profundidade) próximos aos promontórios rochosos das praias embaiadas (Estaleiro, Estaleirinho em Santa Catarina e Cabelo Gordo em São Paulo). Foram utilizados pás ou tubos de PVC com 15 cm de diâmetro e 20 cm de altura. Os pontos do infralitoral raso, particularmente na zona de arrebentação, foram tomados com mergulho livre. Pontos do infralitoral, além da zona de arrebentação, foram amostrados com pegador de fundo do tipo Van-Veen e mergulho autônomo, a partir de embarcações.

As amostras foram rotineiramente acondicionadas em baldes plásticos de 20 litros com água do ambiente para manutenção dos animais vivos.

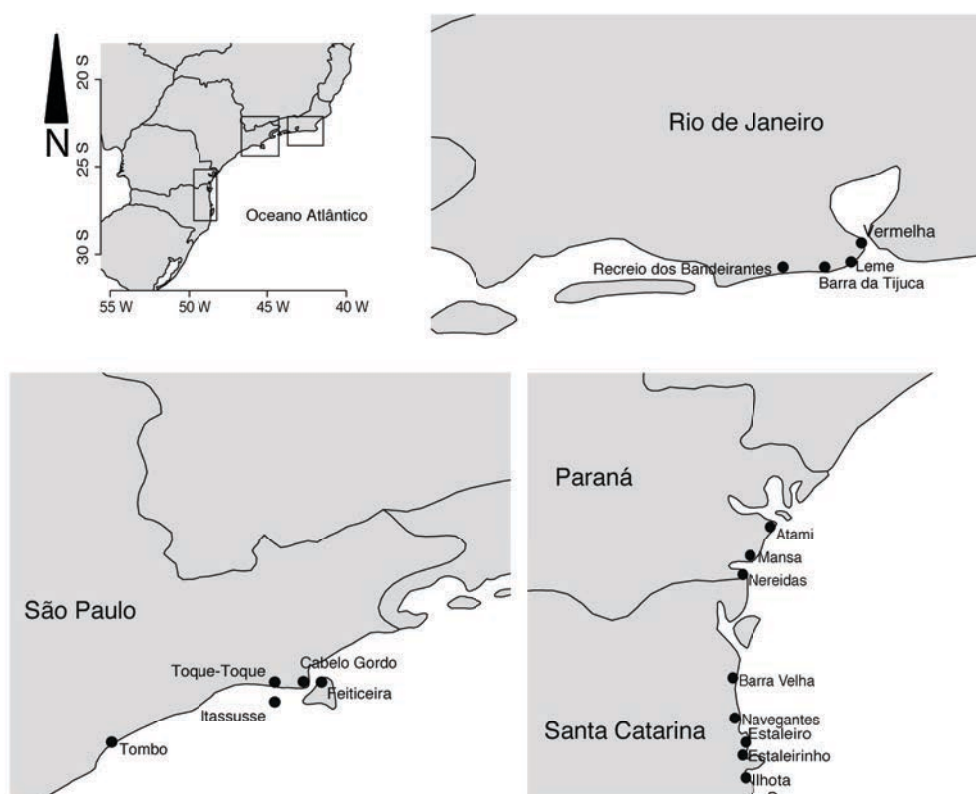


Figura 1. Locais de coleta nas regiões sul e sudeste do Brasil (Atlântico sudoeste). Santa Catarina: Praias da Ilhota, Estaleirinho, Estaleiro, Navegantes e Barra Velha. Paraná: Praias Nereidas, Mansa e Atami. São Paulo: Praias do Tombo (Guarujá), Toque-Toque, Cabelo Gordo, Ilha do Itassusse (São Sebastião) e Feiticeira (Ilhabela). Rio de Janeiro: Praias do Recreio dos Bandeirantes, Barra da Tijuca, Leme e Vermelha.



### *Tratamento do material*

Para obter poliquetas intersticiais para análises qualitativas é recomendado que 10 litros ou mais de sedimento sejam colocados em um balde e cobertos com uma pequena camada de água de mar como uma temperatura ligeiramente menor que a coletada. Após um dia de descanso, os animais tendem a se concentrar nas camadas superficiais do sedimento.

Após a coleta e separação das camadas superficiais (até 10-40 centímetros), os procedimentos usados para a extração dos animais devem utilizar preferencialmente uma solução isotônica de  $MgCl_2$ . A extração da fauna intersticial do sedimento e sua posterior concentração são rotinas de difícil execução por duas razões principais. Primeiro, os grãos do sedimento são muitas vezes maiores do que os animais e o peneiramento tradicional mostra-se inútil ou ineficaz para sua recuperação. Segundo, a maioria dos poliquetas intersticiais adere ativamente aos grãos de areia (Rouse & Pleijel 2001). As rotinas de recuperação de poliquetas intersticiais devem necessariamente incluir métodos de relaxamento ou quaisquer outras técnicas que garantam que os animais mantenham-se vivos durante o processamento das amostras, já que a observação dos indivíduos vivos é essencial para a observação de padrões de ciliação, coloração, estruturas reprodutivas e estruturas internas, todas elas com valor diagnóstico para a descrição de espécies (Westheide 2008).

O relaxamento dos poliquetas intersticiais foi feita em solução isotônica de  $MgCl_2$ . Com água destilada ou de torneira,  $MgCl_2$  foi adicionado em um erlenmeyer até atingir a salinidade do local de coletas. A salinidade foi preteritamente aferida no ambiente com auxílio de refratômetro. Cuidados maiores devem ser tomados com os Protodriloididae, uma vez que esses organismos ocorrem em ambientes com alta variação de salinidade (Di Domenico, dados não publicados) e a solução isotônica de  $MgCl_2$  não deverá exceder ou ser menor que a salinidade do local de coleta devido a manutenção do equilíbrio osmótico do indivíduo e a integridade da epiderme. Os mesmo cuidados devem ser tomados durante a fixação. A amostra foi

colocada em outro erlenmeyer, com a adição da solução isotônica de  $MgCl_2$ , agitado cautelosamente e deixado em repouso por 15 minutos. O frasco foi então invertido 3 ou 4 vezes. O sobrenadante com os animais narcotizados foi passado rapidamente por uma peneira com malha de 0,063 mm. A peneira foi lavada com água do mar fresca numa placa de Petri. Os animais foram examinados vivos e morfotipados, ou fixados para análises taxonômicas posteriores mais detalhadas em microscópio óptico.

Para observações sob microscopia ótica, os animais anestesiados são colocados em lâminas e cuidadosamente comprimidos com lamínulas (com uma fina camada de “massinha” de suporte nos cantos) para observação dos cílios sensoriais, glândulas e estruturas reprodutivas.

Para microscopia eletrônica de varredura (MEV), o maior número possível de indivíduos de cada morfotipo foi fixado em trialdeído e solução tampão de cacodilato. A solução com 50 ml do fixador trialdeído é composta por 10 ml de glutaraldeído a 25 %, 10 ml de paraformaldeído a 16%, 4 ml de cacodilato tampão, 16 ml de água desmineralizada e 5,4 g de sacarose. A solução tampão de cacodilato para lavagem com 50 ml é composta por 47,5 ml de água desmineralizada, 2,5 ml de solução original de cacodilato (2 M) e 1,7 g de sacarose. Os animais foram fixados por duas horas em temperatura ambiente com trialdeído, transferidos para a solução tampão de cacodilato e armazenados na solução tampão com poucas gotas de trialdeído. No laboratório, foram lavados várias vezes para remover o fixador, pós fixados em tetróxido de ósmio 1% em 0,1 M de tampão cacodilato, lavados várias vezes novamente e desidratados com séries de etanol-acetona e passaram por ponto crítico para secar. Finalmente foram montados em *stubs* de MEV, revestidos com platina e examinados com microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-6335F do Museu de Zoologia da Universidade de Copenhagen (ZMUC).

## Resultados

O levantamento taxonômico das famílias e espécies de poliquetas intersticiais das regiões sudeste e sul da costa brasileira incluiu Aeolosomatidae e Potamodrilidae (*Aeolosoma gertae*, *Aeolosoma headleyi*, *Aeolosoma hermprichii*), Ctenodrilidae (*Ctenodrilus serratus*), Nerillidae (*Nerilla mediterranea*), Polygordiidae (*Polygordius eschaturus*, *P. appendiculatus*, *P. leo*), Protodrilidae (*Protodrilus corderoi*, *Protodrilus* sp. nov. 1, *Protodrilus* sp.), Protodriloididae (*Protodriloides chaetifer*) e Saccocirridae (*Saccocirrus gabriellae*, *Saccocirrus pussicus*, *Saccocirrus* sp. nov. 1). Foram ainda incluídas as famílias Aberrantidae, Parergodrilidae e Psammodrilidae, mesmo na ausência de registros formais para a costa do Brasil. Mesmo sendo pouco estudadas, é bastante provável que ocorram na costa do Brasil. As famílias foram separadas em sub-capítulos e incluíram as características morfológicas e biológicas, o posicionamento filogenético e sistemático e ocorrência e aspectos ecológicos dos seus representantes.

### Chave para famílias:

- 1- Segmentação externa e cerdas ausentes ou não detectáveis sob estereomicroscópio.....**2**
- Segmentação externa e cerdas evidentes sob estereomicroscópio.....**4**
- 2- Dois apêndices nucais extensos e flexíveis, como palpos; dois lobos pigidiais.....**3**
- Dois apêndices nucais curtos e rijos, como antenas; pigídio cilíndrico com 0 a 9 cirros pigidiais.....**Polygordiidae**  
(pag. 62) (Figura 2A)
- 3- Palpos com canais internos, conectados por dentro do prostômio, cerdas ou ganchos ausentes.....**Protodrilidae**  
(pag. 72) (Figura 2B)
- Palpos parecendo extensão do prostômio, sem canais internos; ganchos podem estar presentes, apesar de visíveis somente sob microscopia ótica).....**Protodriloididae**  
(pag. 92) (Figura 2C)

- 4- Apêndices nucais presentes.....5
- Apêndices nucais ausentes.....7
- 5- Duas ou três antenas presentes, palpos quando presentes geralmente curtos não alcançando mais que o segundo segmento.....6
- Antenas ausentes; dois palpos longos geralmente atingindo mais que seis segmentos com canais internos conectados dentro do prostômio por uma ampola, com feixes de cerdas emergindo do notopódio.....**Saccocirridae**  
(pag. 102) (Figura 2D)
- 6- Três antenas lisas ou articuladas; dois palpos ventro-laterais, com 7 a 9 segmentos; cerdas simples capilares ou compostas emergem diretamente da parede do corpo, brânquias ausentes.....**Nerillidae**  
(pag. 47) (Figura 2E)
- Um par de antenas laterais, eventualmente ausente, um par de palpos sulcados e ciliados fundindo-se basalmente na abertura médio-ventral da boca; parapódios presentes, notoquetas capilares e neuroquetas liradas; brânquias notopodiais pareadas, digitiformes, simples, exceto nos segmentos mais anteriores.....**Aberrantidae**  
(pag. 27) (Figura 2F)
- 7- Parapódios reduzidos ou ausentes; cirros dorsais ausentes.....8
- Corpo dividido em três regiões, prostômio e peristômio, tórax e abdômen, tórax com uma série de cirros dorsais longos sustentados por acículo..... **Psammodrilidae**  
(pag. 97) (Figura 2G)
- 8- Ganchos e brânquias ausentes.....9
- Dois pares de feixes de cerdas; noto- e neurocerdas emergem direto da parede do corpo, notocerdas são capilares e neurocerdas são ganchos dentados; brânquias dorsais filiformes podem estar presentes.....**Ctenodrilidae**  
(pag. 38) (Figura 2H)
- 9 - Trato digestivo é um tubo reto, feixe de cerdas somente com cerdas capilares.....10

- Região anterior do trato digestivo com região “estomacal” expandida, e um intestino estreito enrolado e espiralado, um par de feixes de cerdas ventro-lateral, bilimbadas e/ou furcadas..... **Parergodrilidae** (pag. 56) (Figura 2I)
- 10 - Animais ventralmente achatados, com até 10 mm de comprimento para 20 segmentos; prostômio e peristômio distintos; cerdas capilares e cerdas sigmóides podem estar presentes; par de ranhuras ciliadas laterais na extremidade posterior do prostômio.....**Aeolosomatidae** (pag. 31) (Figura 2J)
- Até 6 segmentos, sem ranhuras ciliadas laterais ao lado do prostômio, cerdas capilares curtas e longas levemente recortadas.....**Potamodrilidae** (pag. 31) (Figura 2K)

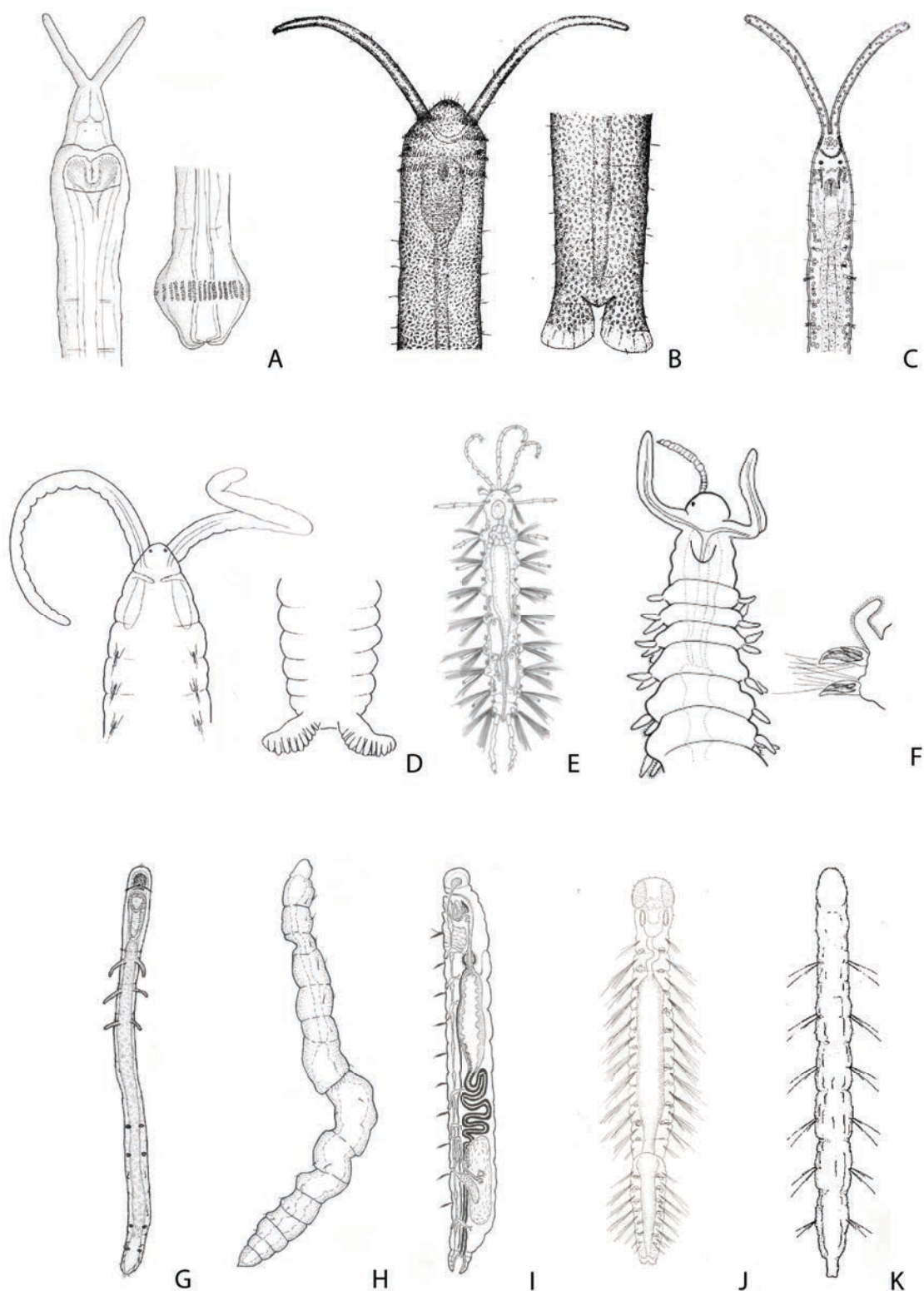


Figura 2. Polygordiidae, A; Protodrilidae, B; Protodriloididae, C; Saccocirridae, D; Nerillidae, E; Aberrantidae, F; Psammodrilidae, G; Ctenodrilidae, H; Parergodrilidae, I; Aeolosomatidae, J; Potamodrilidae, K. Fontes da ilustrações: A, Schmidt & Westheide 1977; B, Aiyar & Alikunhi 1944; C, Jouin 1966; D, Westheide 2008; E, Du Bois-Reymond Marcus 1947; F, Mackie et al 2005; G, Worsaae & Sterrer 2006; H, Beesley *et al.* 2000; I, Reisinger 1960; J, Marcus 1944; K, Bunke 1967.

*Aberranta* Hartman, 1965 inclui um pequeno grupo de poliquetas diminutos (4-6 mm de comprimento). Mesmo não sendo tratados como poliquetas exclusivamente intersticiais ou meiofaunais, as pequenas dimensões dos aberrantídeos fazem com esses animais sejam retidos na meiofauna.

### ***Morfologia e biologia***

Animais fortemente ciliados na região ventral. Transparentes ou com tonalidade marrom-amarelada quando vivos, com um canal alimentar mais escuro e olhos vermelhos. Prostômio arredondado, cortado em alguns casos por uma depressão ou sulco ventral, antena mediana inserida dorso-medialmente e um par de antenas laterais, eventualmente ausentes. Há dúvidas quanto às antenas serem aneladas ou lisas (Mackie et al. 2005). Um único par de olhos, quando presentes; órgãos nucais desconhecidos. Um par de palpos sulcados e ciliado ventro-laterais fundindo-se basalmente com a abertura médio-ventral da boca. Boca com lábio ventral semicircular e um órgão bucal ventral muscularizado contendo uma prega dorsolateral ciliada (Figura 3B). Faringe ventral e muscular, podendo ser evertida. Região anterior com três 'anelações peristomiais', sendo a mais anterior menor e visualizável apenas dorsalmente. Brânquias pareadas, digitiformes, simples, dorsalmente aos notopódios, exceto nos segmentos mais anteriores. Lóbulos parapodiais pequenos, com cerdas todas simples. Notocerdas capilares longas (Figura 3F) e neurocerdas liradas e longas, curvadas (Figura 3G). Parapódios com cirros dorsais e ventrais pequenos (Figura 3D). Lóbulos pós-setais fusiformes equipados com glândulas bacilares grandes (Figura 3E). Acículos ausentes. Pigídio com papila medio-ventral e um par de cirros laterais anais, semelhantes aos lóbulos pós-setais (Figura 3I). Não há informações sobre a anatomia interna ou reprodução destes animais, mas a forma dos espermatozóides sugere que a fertilização é externa.

### ***Filogenia e sistemática***

Há apenas quatro espécies descritas, *Aberranta enigmatica* Hartman, 1965 (Figura 3), *Aberranta palpata* Wolf, 1987, *Aberranta banyulensis* Mackie, Pleijel & Rouse, 2005 e *Aberranta sulcata* Mackie, Pleijel & Rouse, 2005.

O status taxonômico e as relações filogenéticas desse grupo permanecem problemáticos. Ao descrever o primeiro *Aberranta*, Hartman (1965) já considerou o novo táxon como um grupo que apresentava afinidades filogenéticas incertas ou como uma família próxima aos Spionidae. Reforçando a idéia de Hartman (1965), Wolf (1984) considerou *Aberranta* como um possível intermediário entre Paraonidae e Spionidae.

Trabalhos mais recentes rejeitaram tal posicionamento e propuseram afinidades do grupo com Eunicida e Nerillidae (Rouse & Fauchald 1997; Pleijel 2001; Worsaae et al. 2005), ou não definiram uma relação de parentesco (Mackie et al. 2005). Para Worsaae et al. (2005), *Aberranta* é grupo irmão de um clado formado por três espécies de nerilídeos que compartilham a presença de uma faixa ciliar médio-ventral. Porém, Mackie et al. (2005) reportaram que esta sinapomorfia poderia ser homoplástica, já que também é achada em outros poliquetas intersticiais (Westheide 2008).

Apesar dos recentes avanços no conhecimento das relações filogenéticas dos *Aberranta*, sua posição ainda é enigmática. Mais estudos sobre o relacionamento do grupo, principalmente moleculares, são necessários (Worsaae et al. 2005). Até o momento, os caracteres de *Aberranta*, interpretados como homólogos a outros caracteres das demais famílias de poliquetas (*i.e.* faixa ciliar medio-ventral em nerilídeos e região anterior alongada sem cerdas nos eunicídeos e dorvilídeos), forneceram de fato um fraco suporte para que estes animais sejam de fato considerados grupo-irmão.

Os *Aberranta* foram tratados como família Aberrantidae por Wolf (1987), devido à posição do palpo e à presença de dois segmentos peristomiais sem cerdas. Atualmente o status de família tem sido desconsiderado, já que para alguns autores a utilização do nível hierárquico



de família é redundante com o único gênero (ver, por exemplo, Pleijel 2001; Worsaae et al. 2005; Mackie et al. 2005). Neste manual preferimos adotar e manter o status de família, Aberrantidae (WoRMS, 2010).

### ***Ocorrência e aspectos ecológicos***

A distribuição geográfica do grupo está restrita às localidades-tipo de cada uma das quatro espécies, *Aberranta enigmatica* na Nova Inglaterra (Atlântico Norte), *Aberranta palpata* no Golfo do México e Cidade do Panamá (Mar do Caribe), *Aberranta banyulensis* em Banyuls-sur-Mer (França) e *Aberranta sulcata* em Hong Kong (China), ocorrendo desde areia grossa até fundos de lama, entre 9 e 300 m de profundidade.

Até o momento, o gênero foi encontrado no Brasil em amostras na região do talude na Bacia de Campos (A. Rizzo e C.S.G. Santos, dados não publicados) mas ainda não foi registrado em publicações formais.

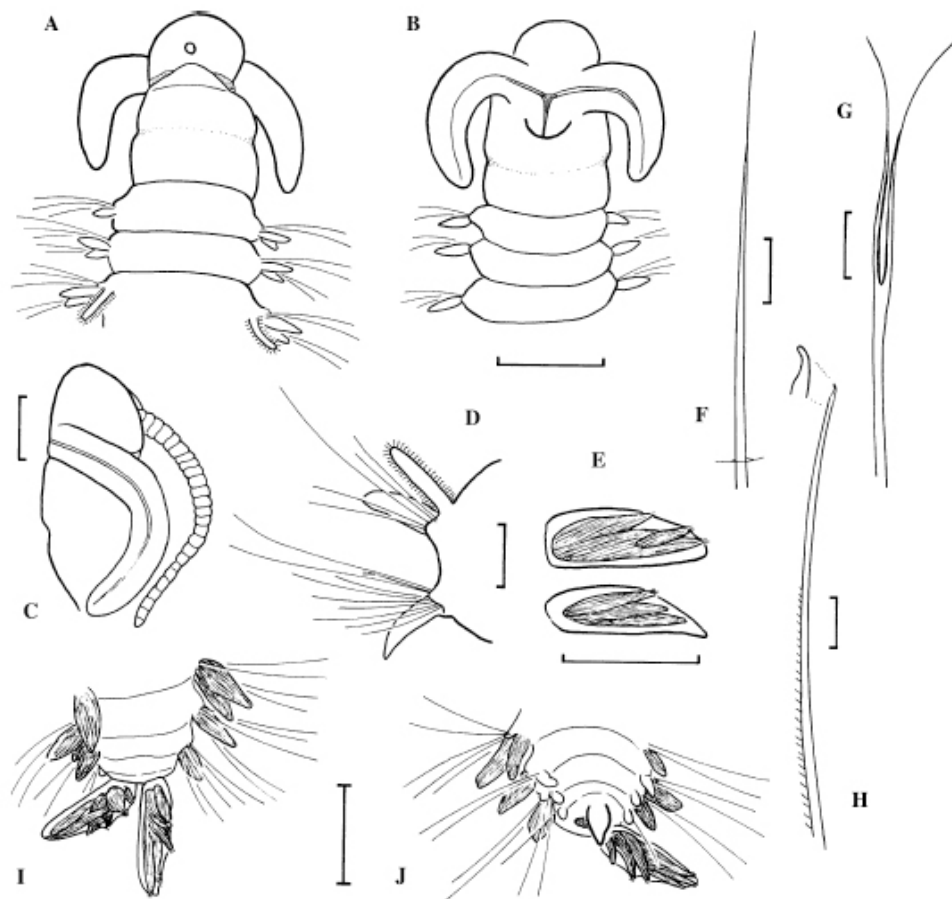


Figura 3. *Aberranta enigmatica*. A: Região anterior dorsal (antena ausente); B: Região anterior ventral; C: Região anterior lateral); D: Setígero 11, vista anterior; E: lobos pós-setal, setígero 11; F: Neuroseta, setígero 12. G: seta liriforme, região distal, setígero 12. H: Neuroseta ganchada, região distal, setígero 12. I: Região posterior, dorsal. J: Região posterior, ventral (cirro anal direito ausente). Escala: A e B: 200 µm; C-E, J, I: 100 µm; F-H: 10 µm. (Modificado de Mackie et al. 2005).

Aeolosomatidae e Potamodrilidae são anelídeos diminutos, com até vinte segmentos e seis segmentos, respectivamente. Vivem em habitats de água doce, com poucas exceções. São abundantes em reservatórios e podem ser amostrados seguindo metodologias convencionais para a meiofauna.

### ***Morfologia e biologia***

Os animais dos dois grupos são finos e ventralmente achatados, com até 10 mm de comprimento. Os Aeolosomatidae possuem glândulas epidérmicas conspícuas, com coloração avermelhada, esverdeada ou amarelada, quando vivos. Os Potamodrilidae, mesmo vivos, não apresentam pigmentação. Em ambos os táxons, a cabeça apresenta prostômio e peristômio bem distintos, sem olhos. O prostômio é um lobo achatado, semicircular, sem apêndices, com a superfície ventral ciliada, usada na locomoção. Os Aeolosomatidae têm um par de ranhuras ou fossetas ciliadas laterais na extremidade posterior do prostômio, geralmente conectadas a um campo ciliado ventral, que são de fato os órgãos nucais (Figura 4F)(Hessling & Purschke 2000). *Potamodrilus* não apresentam ranhuras ciliadas laterais ao lado do prostômio, mas há um par de papilas sensoriais ciliadas situadas sobre o gânglio cerebral (Bunke 1967). O peristômio forma um anel distinto em espécies dos dois grupos. Rouse e Fauchald (1997) erroneamente indicaram que o peristômio estaria fundido ao prostômio e limitado à região bucal. Aeolosomatidae, assim como *Potamodrilus*, tem uma probóscide ventral (Bunke 1967), seguida por uma região esofágica estreita que se abre em uma cavidade espaçosa antes de se estreitar em um 'intestino' estreito.

Todos os segmentos são de tamanho similar, com feixes dorsais e ventrais de cerdas emergindo diretamente da parede corporal, em cada lado dos segmentos. Parapódios ausentes. Cerdas capilares emergem diretamente da parede corporal. Cerdas ausentes em *Rheomorpha*

*neizvestnovae*. Cerdas sigmóides podem estar presentes em alguns Aeolosomatidae. *Potamodrilus* tem cerdas capilares curtas e longas levemente recortadas. Excluindo-se as glândulas epidérmicas espalhadas e as células pigmentares sobre a superfície corporal de Aeolosomatidae, não há outras características notáveis. O pigídio é um lobo simples, bilobado em *Rheomorpha*; em *Potamodrilus* é uma estrutura em forma de funil que tem uma função adesiva (Rouse & Pleijel 2001).

Sistema circulatório completo, em Aeolosomatidae, com uma lacuna distinta em torno do trato digestivo e vasos dorsais e ventrais proeminentes. O sistema é similar em *Potamodrilus*, mas menos desenvolvido (Bunke 1967; 1994). Em Aeolosomatidae, há um par de órgãos segmentares, na maioria dos segmentos, e protodefrídeos associados ao sistema circulatório (Figura 3B)(Bunke 1994). Bunke (1994) chamou estas estruturas de metanefrídios, mas não há possibilidade de que nelas possa haver um componente mesodérmico. *Potamodrilus* possui dois pares de nefromixia, um par situado no segmento 1 e outro no segmento 5. O último par funciona também como duto espermático (Bunke 1967).

Os Aeolosomatidae geralmente se reproduzem assexuadamente por paratomia. Cada 'indivíduo' é de fato formado por dois a oito zoóides que periodicamente se destacam do 'primeiro zoóide' para viver independentemente. Indivíduos sexuais hermafroditas em *Aeolosoma* e *Rheomorpha*. Ovócitos produzidos na região média do corpo. Espermatozóides produzidos tanto nos órgãos anteriores como nos posteriores. Os espermatozóides saem pelos 'metanefrídios' e se instalam numa espermateca, situada ventralmente na superfície anterior do corpo do parceiro (Bunke 1967). Ovócitos maduros atingem 125 µm de diâmetro e são postos em casulos secretados por um 'clitelo' no qual ocorre o desenvolvimento inicial (Bunke 1967). A reprodução é sexuada em *Potamodrilus*, com indivíduos hermafroditas simultâneos, ovócitos se desenvolvendo no quarto e quinto segmentos e espermatozóides no terceiro e quarto liberados através do 'metanefrídeo' do quinto segmento. Bunke (1985) descreveu os espermatozóides de *Potamodrilus fluvialis* e não encontrou similaridades reais com *Aeolosoma* ou com Clitellata. Há uma única espermateca para receber espermatozóides ventralmente no segmento

6. Esta situa-se imediatamente em frente à uma área glandular e um poro para pôr os ovos.

### ***Filogenia e sistemática***

Aeolosomatidae compreende os gêneros *Aeolosoma*, *Hystricosoma*, *Rheomorpha* e *Nectohelms*. *Aeolosoma* foi formalmente descrito em 1831 e incluído na família Aeolosomatidae por Beddard (1895), que o considerou como subgrupo de Oligochaeta. Subsequentemente, os gêneros *Hystricosoma*, *Potamodrilus* e *Rheomorpha* foram erigidos, com Bunke (1967) colocando *Potamodrilus* no seu próprio grupo família, Potamodrilidae, que, posteriormente foi considerado como categoria redundante por Rouse & Pleijel (2001). Pop (1975) recomendou que *Hystricosoma* fosse também colocado entre os Aeolosomatidae. Poucos trabalhos referem o gênero *Nectohelms* para Aeolosomatidae (Rouse & Pleijel 2001, Struck & Purschke 2005).

Visões sobre o posicionamento de Aeolosomatidae permaneceram contraditórias durante todo o século XX. O grupo foi considerado representante dos Clitellata mais basais ou táxon mais apical dos Lumbriculida. Pontos de vista distintos foram defendidos por Reisinger (1925), que colocou o grupo como parte de Archiannelida e Rouse & Fauchald (1997), que os consideraram Polychaeta *incertae sedis*. Bunke (1967) revisou compreensivamente os dois grupos e os considerou como Clitellata basais, arranjo não aceito por todos os especialistas (Brinkhurst & Jamieson 1971).

O estudo da ultra-estrutura dos espermatozoides foi utilizado tanto para defender o relacionamento com os Clitellata (Gluzman 1997), devido ao compartilhamento de um túbulo acrossomal, quanto para mostrar a ausência de sinapomorfia para agrupar os Aeolosomatidae, *Potamodrilus* e Clitellata (Bunke 1985; 1986; 1988). Essa mesma ambigüidade permanece nos estudos moleculares, dos quais alguns mostram que *Aeolosoma* é grupo irmão de uma variedade de Clitellata (Moon *et al.* 1996) enquanto outros mostram que Aeolosomatidae e Potamodrilidae seriam verdadeiramente grupos irmãos, sem relacionamento com os Clitellata (Struck & Purschke

2005), ou ainda posicionados como *Sedentaria incertae sedis* (Struck, 2011). Dessa forma, apesar da utilização de diferentes metodologias, a posição dos dois grupos ainda é enigmática dentro dos Annelida.

### ***Ocorrência e aspectos ecológicos***

*Aeolosoma* apresenta ampla distribuição mundial. *Hystricosoma* e *Rheomorpha* são registrados na Alemanha, Romênia, Rússia, República Tcheca e Eslováquia, e *Nectohelms* somente nos EUA. *Nectohelms* possui status duvidoso e não foi incluído na presente chave de gêneros. Os Potamodrilidae contêm uma única espécie, *Potamodrilus fluviatilis* Lastochkin 1935, originalmente descrita para o Mar Báltico e posteriormente registrada em diversos países da Europa.

Espécies de *Aeolosoma* foram descritas a partir de sedimentos ricos em detritos de lagos, riachos e rios ao redor do mundo. Algumas são encontradas em serrapilheiras úmidas em florestas, onde aparentemente podem se encistar, enquanto outras são registradas em sedimentos em água salobra (Bunke 1967). Apenas *A. maritimum* foi descrita em ambientes marinhos, na Tunísia (Westheide & Bunke 1970). *Potamodrilus fluviatilis* vive intersticialmente no fundo de riachos em vários países europeus (Bunke 1988). Em *Potamodrilus* a probóscide ventral é usada para recolher comida do substrato (Bunke 1988). A alimentação de *Aeolosoma* se dá por sucção, com o prostômio colocado sobre o substrato, criando uma pressão de vácuo (Singer 1978).

No Brasil, o casal Ernest Marcus (1944) e Eveline du Bois-Reymond Marcus (1944) contribuíram notavelmente para o conhecimento taxonômico das espécies de *Aeolosoma* (Figura 5). Ernest Marcus (1944) descreveu *A. aureum*, *A. evelinae*, *A. gertae* (Figura 5 A, B e C) e *A. sawayai*, coletadas em tanques e entre folhas de solo úmido no estado de São Paulo. *A. sawayai* foi também coletada nos arredores de Curitiba (PR). Eveline du Bois-Reymond Marcus descreveu *A. corderoi* coletada no rio Tietê, entre macrófitas aquáticas (*Utricularia* e *Eichhornia*). As demais espécies reportadas pelo casal, *A. bengalense*, *A. headleyi* (Figura 5 D, E e F), *A. hemprichii* (Figura 5 G, H e I), *A. kashyapi*, *A. travancorensis* e *A. viride*

apresentam ampla distribuição geográfica. Na época, a família foi relacionada aos Oligochaeta.

Foi ainda registrado um exemplar de *Aeolosoma* não identificado no presente levantamento, proveniente de amostras coletas pelo Prof. Dr. Pablo Muniz (Universidade de la Republica. Montevideo, Uruguai) no Arroio Maldonado, no litoral oceânico do Uruguai.

Chave para gêneros de Aeolosomatidae e Potamodrilidae:

- 1- Seis segmentos..... *Potamodrilus*  
(Figura 4A)
- Até 20 segmentos.....2
  
- 2- Cerdas ausentes.....*Rheomorpha*  
(Figura 4C)
- Cerdas capilares emergindo diretamente da parede corporal.....3
  
- 3 – 10 a 11 segmentos, glândulas epidérmicas não visíveis, com cerdas sigmoides rígidas, serrilhada do lado apical convexo.....*Hystricosoma*  
(Figura 4B)
- Com mais de 14 e até 20 segmentos Glândulas epidérmicas vermelhas ou verdes (visíveis somente em animais vivos); cerdas sigmoides somente lisas, .....*Aeolosoma*  
(Figuras 5 A-F)

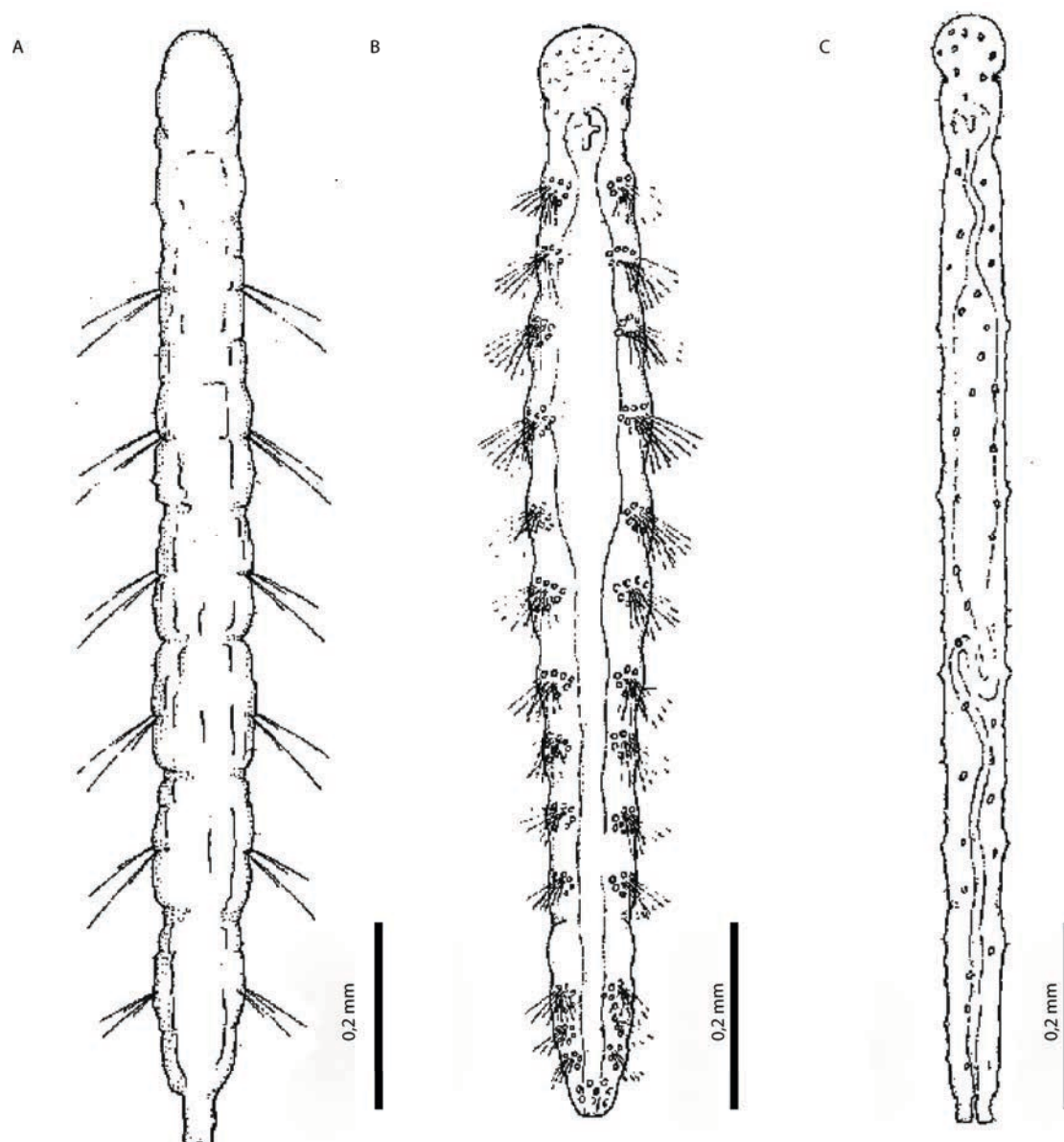


Figura 4. *Potamodrilus fluviatilis*, corpo inteiro (Bunke, 1967) (A); *Hystricosoma chappuisi*, corpo inteiro (B) (Pop 1975); e *Reomorpha neizvestnovae*, corpo inteiro (C) (Bunke 1967).



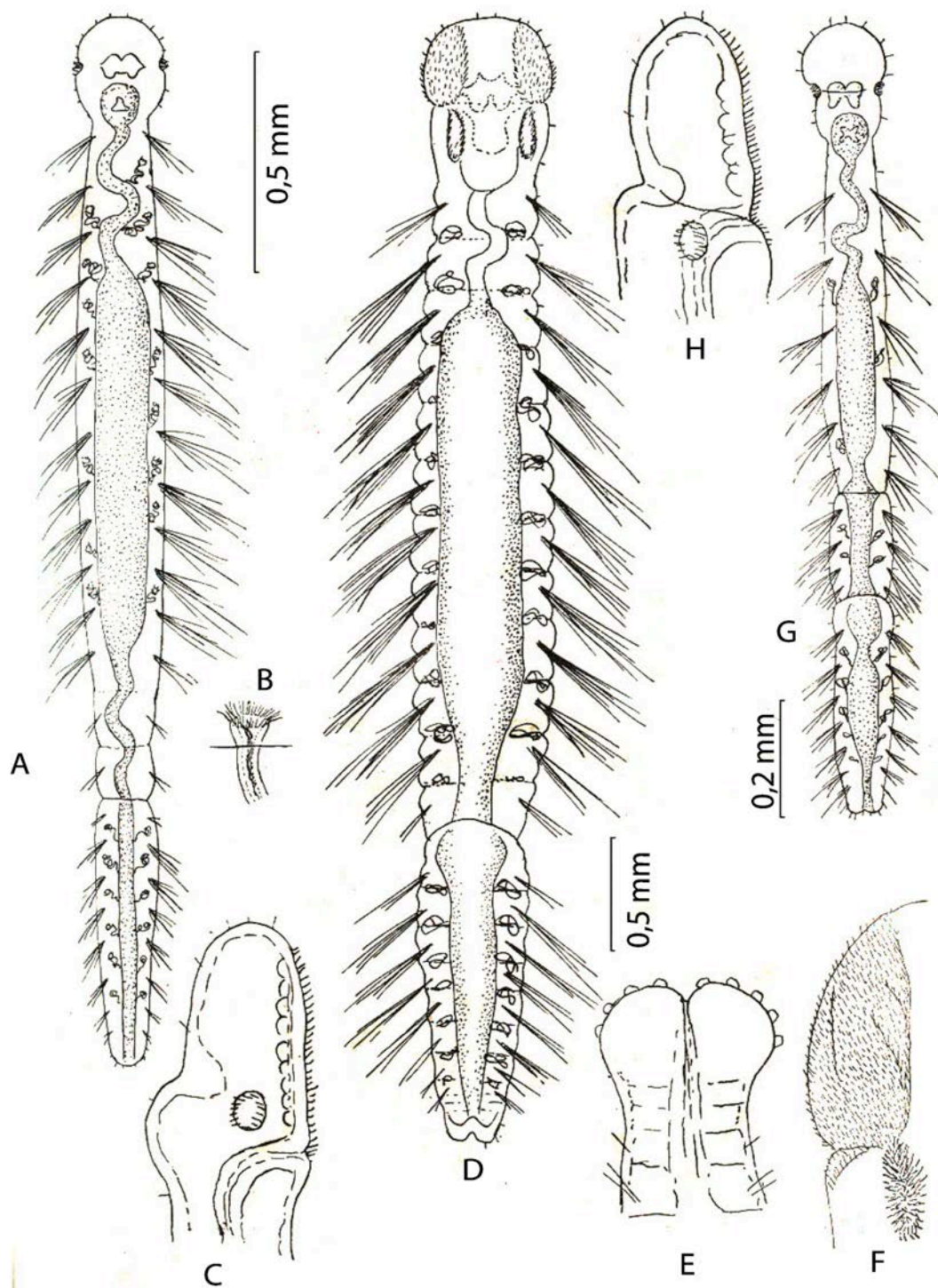


Figura 5. *Aeolosoma gertae* (A, B e C), corpo inteiro (A), nefrídeo (B) e vista lateral do prostômio (C); *Aeolosoma headleyi* (D, E e F), corpo inteiro (D), extremidade anal (E) e fosseta ciliada e campo ciliado do lado esquerdo (F); e *Aeolosoma hemprichii* (G e H), corpo inteiro (G) e vista lateral do prostômio (H). Ilustração modificada de Marcus (1944).

Animais da família Ctenodrilidae assemelham-se à primeira vista com pequenas larvas de insetos. Quando observados vivos apresentam coloração marrom e púrpura, com toda a superfície do corpo salpicada por pontos pretos.

### ***Morfologia e biologia***

Animais pequenos, com até 20 mm para 40 segmentos. Prostômio cônico, com um par de órgãos nucais na margem posterior, sem antenas, palpos e ocelos (Wilfert 1973, Petersen & George 1991). Peristômio limitado à região bucal (Figura 8A) (Wilfert 1973). Faringe ventral compreendendo um bulbo muscular e uma língua (Purschke 1988). Primeiro segmento semelhante aos demais, com cerdas e desprovido de cirros tentaculares, parapódios ou cirros parapodiais. Noto- e neurocerdas emergem direto da parede do corpo. Cerdas de formato variável ao longo do corpo. Notocerdas tendem a ser capilar (Figura 8C) e as neurocerdas, pectinadas ou dentadas (Figura 8B). O padrão de formas e ocorrência das noto- e neurocerdas são caracteres diagnósticos para alguns gêneros (Rouse & Pleijel 2001). Acículas ausentes. Brânquias dorsais, pareadas e filiformes presentes em alguns táxons. Papilas epidermais, cirros pigidiais e órgãos laterais ausentes. Trato digestivo como tubo reto (Petersen & George 1991). Os órgãos segmentais são mixonefrídios, com um par excretor. Liberação dos gametas nos dutos mais posteriores (Caullery & Mesnil 1898). Sistema circulatório fechado, com um coração presente.

Os ctenodrilídeos podem ser gonocóricos, hermafroditas protândricos, hermafroditas simultâneos ou apresentar uma mistura destes padrões. Reprodução assexuada também é comumente observada. O desenvolvimento larval foi descrito para *Rhaphidrilus nemasoma*, um hermafrodita protândrico vivíparo, com liberação direta de juvenis. . Outros modos de desenvolvimento podem ser a fissão por arquetomia e a paratomia (Figura 10C). *Raricirrus variabilis* apresenta um estilete reprodutivo que

conduz a uma vesícula seminal. Um par de espinhos grandes curvados pode corresponder a estiletes copulatórios. Há um poro genital (Dean 1995).

### ***Filogenia e sistemática***

Petersen & George (1991) reconheceram quatro gêneros distribuídos em duas subfamílias propostas por Hartmann-Schröder (1971). *Rhaphidrilus* pertence à subfamília Raphidrilinae e *Raricirrus*, *Ctenodrilus* e *Aphropharynx* (Figura 4) à subfamília Ctenodrilinae. O primeiro táxon descrito, *Parthenope serrata* (Schmidt 1857), foi referido a *Ctenodrilus* (Claparède 1863), já que o nome está pré-ocupado para braquiúros da família Parthenopinae. O nome corrente da família foi dado por Kennel (1882).

A última revisão das espécies nominais de Ctenodrilidae foi feita por Petersen & George (1991), que transferiram as espécies do gênero *Raricirrus*, até então referidas a Cirratulidae, para a família Ctenodrilidae. Esses autores consideraram *Ctenodrilus*, *Rhaphidrilus* e *Aphropharynx* como membros válidos de Ctenodrilidae, embora uma revisão ainda fosse requerida para avaliar o “status” de *Raricirrus* e *Rhaphidrilus* como membros de Ctenodrilidae. Petersen & George (1991) consideram que o animal descrito por Qian & Chia (1989) como *Rhaphidrilus nemasoma* é possivelmente um táxon novo. *Monticellina*, descrita por Laubier (1961), foi referida a Ctenodrilidae, e mais tarde considerada sinônimo do cirratúlídeo *Tharix* (Laubier 1966). Blake (1991) reconsiderou *Monticellina* como Cirratulidae. George & Petersen (1991) revisaram a descrição do gênero *Zeppelina*, aceito como válido por Rouse & Fauchald (1997). George & Petersen (1991) examinaram o material-tipo da maioria das espécies e concluíram que sete de oito espécies nominais deveriam ser referidas a espécies conhecidas de Cirratulidae. Essas “espécies” foram consideradas como estágios juvenis ou regenerações assexuadas de *Dodecaceria* (Cirratulidae).

A posição sistemática dos ctenodrilídeos foi primeiramente estudada por Mesnil & Caullery (1897), que mostraram muitas características em comum com os Cirratulidae. As análises cladísticas de Rouse & Fauchald (1997) não identificaram sinapomorfias para Ctenodrilidae e presumiram que

eles são o grupo irmão de um clado constituído por Cirratulidae, Acrocirridae, Poebiidae, Flabelligeridae e Fauveliopsidae ou que pertencem a um clado compreendido por Aelosomatidae, Potamodrilidae e Parergodrilidae ou que ainda fazem parte de uma grande politomia com muitos outros grupos de poliquetas. Os mesmos autores decidiram classificar os Ctenodrilidae como membros do clado Terebellida, juntamente com Cirratulidae, Acrocirridae, Poebiidae, Flabelligeridae, Fauveliopsidae e Sternaspidae. Rouse & Pleijel (2001) consideram Ctenodrilidae como um táxon de Cirratuliformia dentro da ordem Terebellida.

### ***Ocorrência e aspectos ecológicos***

São comumente encontrados em sedimentos inconsolidados, de águas rasas até 300 metros de profundidade, com exceção de *Raricirrus variabilis*, registrada em uma profundidade recorde de 4000 metros (Dean 1995). Podem atingir densidades elevadas em ambientes naturais e aquários (Rouse & Pleijel 2001). Moore (1991) sugeriu que os ctenodrilídeos são indicadores biológicos de sedimentos contaminados por hidrocarbonetos. *Ctenodrilus serratatus* é referido como indicador de poluição marinha por Reish (1979) e Carr & Reish (1977). Segundo Fauchald (1977), ctenodrilídeos são comumente encontrados no fundo de aquários de laboratórios, nos quais são introduzidos por sistemas de captação direta da água do mar.

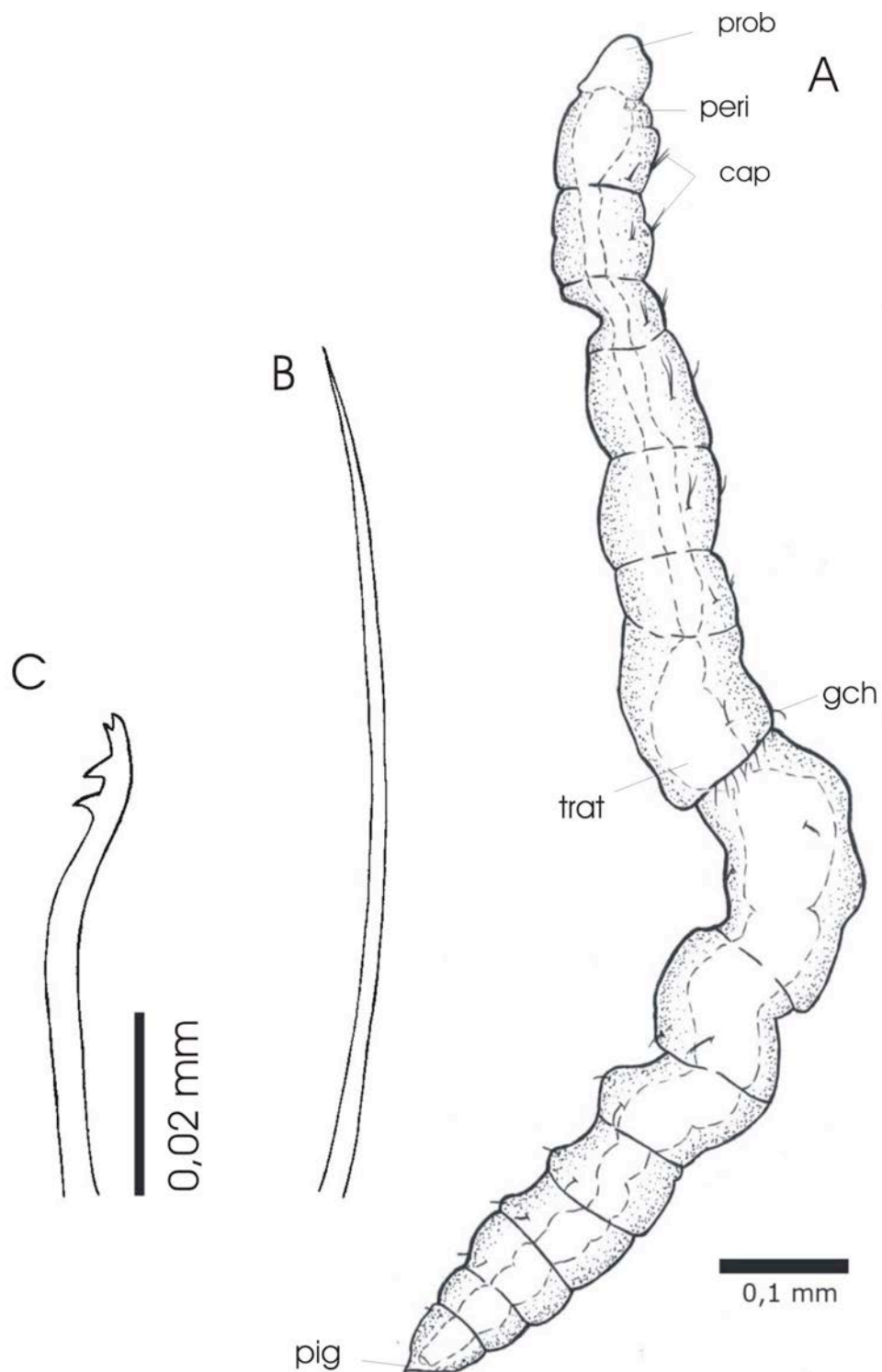
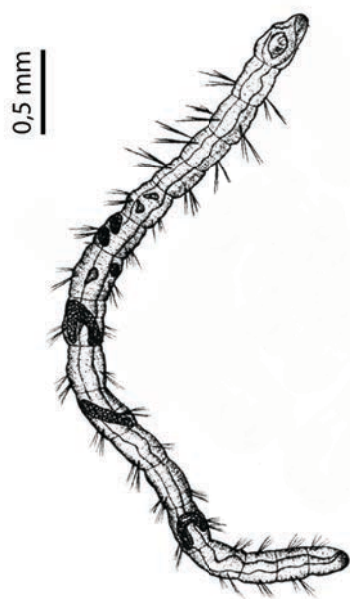


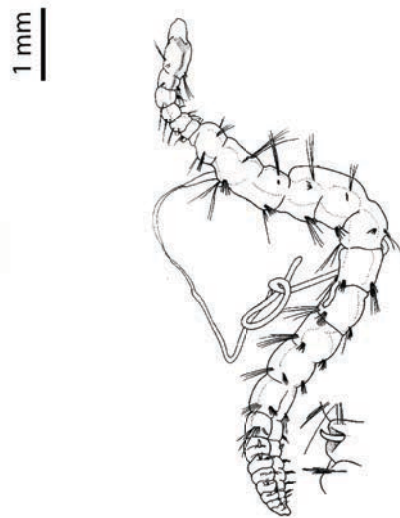
Figura 6. Família Ctenodrilidae. Espécie de *Aphropharynx*: A - vista lateral do animal inteiro; B - cerda capilar; C - gancho multidentado. cap, cerda capilar; gch, gancho; peri, peristômio; pig, pigídio; prob, probóscide; trat, trato (Desenhos modificados de Beesley *et al.* 2000).

Chave para os gêneros de Ctenodrilidae (Modificada de Magalhães *et al.* 2011, Peterson & George 1991):

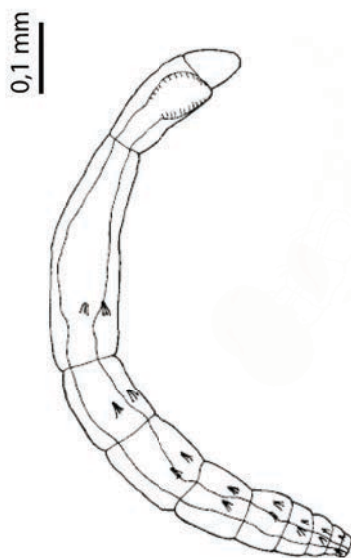
- 1- Corpo longo, com até 35 segmentos; com filamentos branquiais (subfamília Raphidrilinae).....2
- Corpo curto, com até 15 segmentos; sem filamentos branquiais (subfamília Ctenodrilidae).....3
- 2- Segmentos anteriores distintos dorsalmente; segmentos anteriores 1-2 sem cerdas e dorsalmente bianulados; região posterior indistinta; cerdas capilares serrilhadas. .... *Raphidrilus* (Figura 7A)
  - Segmentos anteriores indistintos dorsalmente, região posterior distinta com 1-2 segmentos modificados; cerdas podem ser serrilhadas e pectinada falcígera e espinhosa simples.....*Raricirrus* (Figura 7B)
- 3- Todas as cerdas como ganchos seriilhados.....*Ctenodrilus* (Figura 8A)
  - Com cerdas capilares e ganchos serrilhadas.....*Aphropharynx* (Figura 7D)



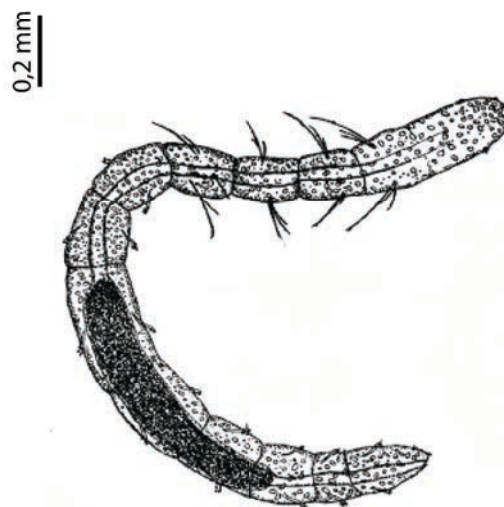
A



B



C



D

Figura 7. *Rhaphidrilus nemasoma*, A; *Raricirrus maculatus*, B; *Ctenodrilus serratus*, C; *Aphropharynx heterochaeta*, D. (A, Monticelli 1910; B, Petersen & George 1991; C, Hartman 1944, D, Wilfert 1973).

## Gênero *Ctenodrilus* Claparède 1863

### *Ctenodrilus* cf. *serratus* (Schmidt, 1857)

*Parthenope serrata* Schmidt, 1857 (sinonímia objetiva)

*Ctenodrilus pardalis* Claparède, 1863 (sinonímia subjetiva)

Material examinado — Um espécime montado em lâmina permanente (MBL–WM1175), dois espécimes montados para microscopia eletrônica (ZMUC-Pol XXXX). Sublitoral da Praia do Cabelo Gordo (23°49'43.9"S, 45°25'22.9"O), São Sebastião, coletado com mergulho livre, 5 metros de profundidade em maré baixa de sizígia, próximo ao costão rochoso do lado sul da praia. Um parátipo será depositado no Museu de Zoologia da UNICAMP, a partir de material exportado para a Dinamarca (CITES No. 11BR006911/DF), aguardando a aprovação de solicitação de re-importação para o Brasil.

Descrição (modificado de Hartman 1944, pg. 323) – Animais muito pequenos, de 2 a 6 milímetros, para 9 a 11 segmentos. O prostômio é cônico, sem apêndices ou manchas ocelares, mas densamente ciliado. Primeiro segmento sem cerdas, mas com uma banda de cílios ventrais. Notopódios e neuropódios são representados somente por feixes com 2 a 4 ganchos dentados.

A coloração de animais vivos foi registrada em animais de Point Richmond, na Baía de São Francisco (Estados Unidos) por Hartman (1944) e em indivíduos do sublitoral da Praia do Cabelo Gordo, São Sebastião-SP. O corpo é translúcido, pálido nas extremidades, com um marrom e púrpuro cobrindo dois terços do seu comprimento; toda a superfície é salpicada de pontos pretos. Sua movimentação é lenta, rastejando em qualquer direção quando observados em placa de Petri.

Seis indivíduos foram observados em paratomia (Figura 8C). Os paratomos se separavam da extremidade mais grossa, um por dia.

Notas – A identificação dos exemplares de São Sebastião como *Ctenodrilus serratus* pode ser considerada duvidosa, pois a espécie tipo foi descrita por



Schmidt (1857) originalmente para a costa da Normandia (França). Entretanto, dados moleculares produzidos por RAPD-PCR mostraram que *C. serratus* é considerada uma espécie meiofaunal com distribuição verdadeiramente anfi-atlântica (Westheide 2003) .

Habitat - Sublitoral raso (5 metros), em areia grossa com lama entre rochas.

Distribuição – Bélgica, Portugal, Reino Unido (Plymouth), Espanha e França (Wimereux e Roscoff), no Atlântico norte; Grécia, Mar Mediterrâneo; Aruba, Curaçao, Bonaire, no Mar do Caribe; São Sebastião, São Paulo, Brasil, no Atlântico sudoeste; Nova Zelândia, no Pacífico Sul; Mar Vermelho.

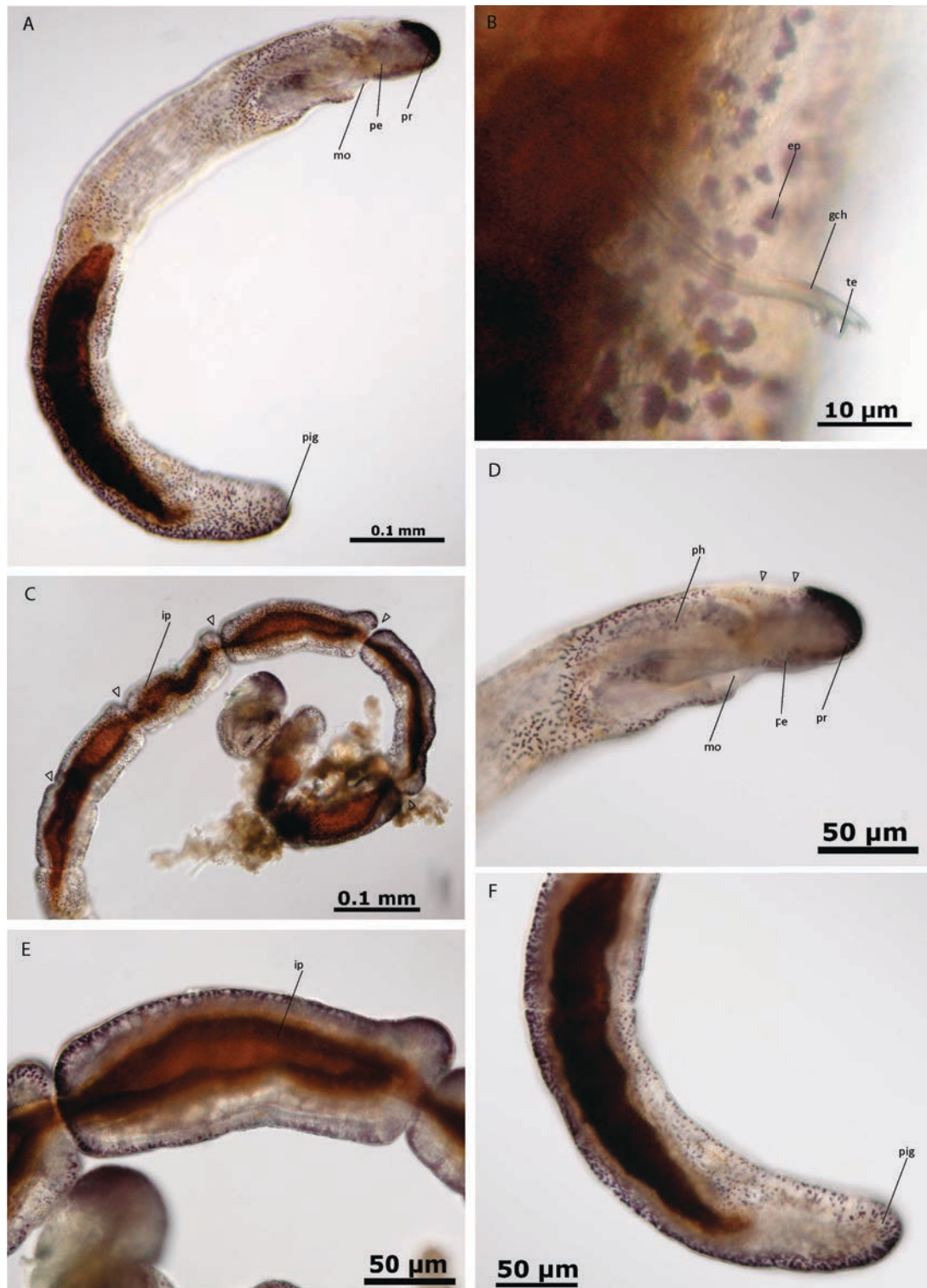


Figura 8. *Ctenodrilus* cf. *serratus*, imagens de indivíduos vivos, sob microscopia ótica, (A) vista lateral de indivíduo completo com indicação do prostômio (pr), peristômio (pe), boca (mo) e pigídio (pig); (B) detalhe do gancho (gch) dentado indicando um dos dentes (te) e a pigmentação da epiderme (ep); (C) Vista de indivíduos (ip) em reprodução asexuada por paratomia, setas indicando a separação entre indivíduos em formação; (D) vista lateral da região anterior com as setas indicando o peristômio vestigial e a faringe (ph); (E) detalhe de um parátomo (ip) e (F) vista lateral da região posterior.

Nerillidae são poliquetas meiofaunais predominantemente marinhos. Ocorrem mundialmente desde ambientes entre marés até profundidades abissais de 3660 m (Worsaae & Kristensen 2003). São geralmente encontrados em fundos de areia ou cascalho de conchas, embora Worsaae & Kristensen (2005) tenham registrado algumas espécies em fundos de lama, fora do ambiente propriamente intersticial.

### **Morfologia e biologia**

Os nerílídeos medem entre 0,3 e 2 mm para 7 a 9 segmentos. Maioria das espécies com 9 segmentos. Poucas espécies com 7 segmentos. Prostômio fundido com peristômio, três antenas lisas e finas ou articuladas e par de palpos ventro-laterais claviformes. *Paranerilla* e *Afronerilla* não apresentam apêndices prostomiais (Westheide 2008). Faringe ventral com 0 a 12 elementos intracelulares esqueléticos, chamados de peças bucais, (), não visíveis em todas as espécies. Todos os segmentos apresentam cerdas, com exceção de *Troglochaetus*, cujo primeiro segmento é aqueta. Cerdas capilares simples ou compostas. Cirros parapodiais presentes, mas podem faltar ou quebrar facilmente. Sistema circulatório fechado, sem coração. Órgãos segmentais são metanefrídeos em *Nerla*, e protonefrídeos em *Paranerilla*, *Mesonerilla* e *Trochonerilla*. Os órgãos segmentais de Nerillidae parecem ter funções excretoras em alguns segmentos e funções de gonodutos em outros. Pigídio geralmente com dois cirros anais.

Nerílídeos são gonocóricos ou hermafroditas protândricos. Fertilização externa por pseudocopulação, ou via espermatóforos incorporados aos ovos ou depositados em sua vizinhança; ovos em pequenas quantidades (Jouin 1968). Desenvolvimento direto. Ovos fixados ao substrato sozinhos ou em grupos (casulos), mas podem ser incorporados ao corpo da fêmea, como em muitos silídeos. Quando o desenvolvimento do embrião se dá na porção anterior ou posterior da fêmea, eles são liberados em um avançado estágio de desenvolvimento juvenil (Westheide 2008). Em *Paranerilla limicola*, um

habitante de sedimentos lamosos, há desenvolvimento indireto com uma larva pelágica trocófora (Worsaae & Kristensen 2005).

### ***Filogenia e sistemática***

Com 51 espécies em 18 gêneros descritos, Nerillidae é a família de poliquetas meiofaunais com maior número de representantes. Worsaae & Kristensen (2005) registraram os seguintes gêneros: *Afronerilla* Faubel, 1978 (1 espécie), *Akessoniella* Tzetlin & Larinov, 1988 (1), *Aristonerilla* Muller, 2002 (1), *Bathychaetus* Faubel, 1978 (1), *Leptonerilla* Westheide & Purschke, 1996 (2), *Longipalpa* Worsaae et al., 2004 (1), *Meganerilla* Boaden, 1961 (3), *Mesonerilla* Remane, 1949 (11), *Micronerilla* Jouin, 1970 (1), *Nerilla* Schmidt, 1848 (12), *Nerillidium* Remane, 1925 (9), *Nerillioopsis* Jouin, 1966 (1), *Paranerilla* Jouin & Swedmark, 1965 (2), *Psammoriedlia* Kirsteuer, 1966 (1), *Thalassochaetus* Ax, 1954 (1), *Trochonerilla* Tzetlin & Saphonov, 1992 (1), *Troglochaetus* Delachaux, 1921 (1) e *Xenonerilla*, Bernhard & Jouin, 2001 (1).

Estudos sistemáticos e morfológicos foram desenvolvidos por Swedmark (1959), Jouin (1967; 1968; 1970), Schmidt & Westheide (1977), Westheide (2008), Müller *et al.* (2001) e Worsaae & Kristensen (2005). Estes últimos apresentaram uma excelente revisão da história evolutiva da família.

Os nerílídeos foram inicialmente posicionados junto aos nereidídeos e silídeos. Posteriormente a família foi considerada entre os Archianellida e vários delineamentos foram propostos (Goodrich 1912). A anatomia e ultraestrutura do órgão faringeal foi bem estudada por Purschke (1985), que mostrou que os bulbos musculares sólidos e a suposta língua possuem similaridades com a faringe ventral de protodrilídeos. Entretanto, Purschke & Jouin (1988) encontraram grandes diferenças estruturais nas faringes e consideraram essas semelhanças como convergências. Rouse & Fauchald (1997) e Rouse & Pleijel (2001) referiram a família a Aciculata *incertae sedis*. A semelhança com as demais famílias meiofaunais pode ser atribuída à origem progenética do grupo (Westheide 2008; Westheide & Purschke 1996).

Westheide & Purschke (1996) propuseram um caminho evolutivo regressivo dentro de Nerillidae, com *Leptonerilla* posicionado mais

basalmente na família. As duas espécies descritas de *Leptonerilla* (*Leptonerilla diplocirrata* Westheide & Purschke 1996 e *L. prospera* Sterrer & Iliffe 1982) e *Mesonerilla diatomeophaga* Núñez, 1997 apresentam as seguintes combinações de estados de caracteres: cerdas compostas, nove segmentos e apêndices associados aos nerilídeos (3 antenas, 2 palpos, 2 cirros pigidiais e cirros parapodiais dobrados). Acredita-se que estes estados dos caracteres representem a condição plesiomórfica da família (Westheide & Purschke 1996). Worssae & Kristensen (2005) sugeriram que esta hipótese não foi baseada em análises cladísticas, e que alguns estados dos caracteres apresentados podem ser homoplásticos, ao contrário do que previram Westheide & Purschke (1996).

### **Ocorrência e aspectos ecológicos**

Muitos dos nerilídeos considerados marinhos vivem em sedimentos do infralitoral e se alimentam de bactérias e diatómaceas aderidas aos grãos. Alguns vivem em áreas entre marés, em fundos de lama de estuários e até em águas continentais (Westheide 2008). *Troglochaetus* foi reportado no lençol freático de águas continentais. Worsae & Kristensen (2005) discutiram se estas espécies têm um verdadeiro hábito de vida intersticial, ao reconhecerem movimentos natatórios e cavadores que podem muitas vezes deslocar grãos da matriz sedimentar.

No Brasil foram reportadas duas espécies até o momento, *Nerilla mediterranea* Schlieper, 1925 e *Mesonerilla ecuadoriensis* Schmidt & Westheide, 1977 (Figura 6) por Du Bois-Reymond Marcus (1947) e P.J.P dos Santos (dados não publicados). *Nerilla mediterranea* foi reportada na Baía de Santos por Du Bois-Reymond Marcus (1947) e na Praia Vermelha, Rio de Janeiro, por P.J.P. Santos (dados não publicados). *Mesonerilla ecuadoriensis* foi descrita inicialmente para as ilhas Galápagos (Schmidt & Westheide 1977), sendo reportada para a Praia Vermelha, Rio de Janeiro por P.J.P Santos (dados não publicados). Neste trabalho espécimes de *Nerilla mediterranea* foram registrados na Ilha de Itassusse, sublitoral da Praia de Barequeçaba, São Sebastião-SP.

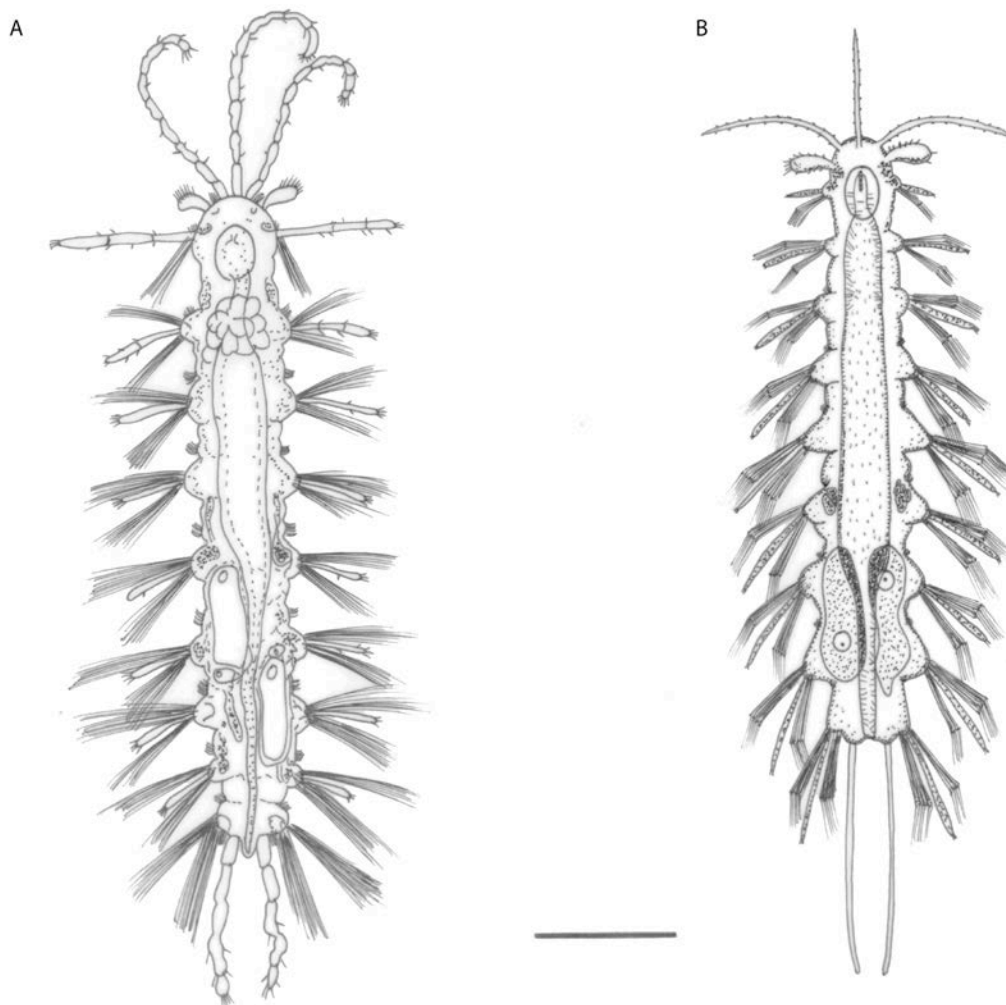


Figura 9. *Nerilla mediterranea* (A) e *Mesonerilla ecuadoriensis* (B). Modificados de Du Bois-Reymond Marcus (1947) e de Schmidt & Westheide (1977); escala de 0,2 mm).

## Chave para gêneros de Nerillidade (modificada de Worsaae 2005)

- 1- Nove segmentos.....2
  - Sete ou oito segmentos.....5
- 2- Cerdas compostas.....3
  - Cerdas capilares.....4
- 3- Cirro interramal duplo..... *Leptonerilla*  
(Figura 10A)
  - Cirro interramal simples.....*Mesonerilla*  
(Figura 10B)
- 4- Antenas, cirros pigidiaais, e cirros interramais do segmento 1  
anelados.....*Nerilla*  
(Figura 10C)
  - Sem apêndices anelados.....*Meganerilla*  
(Figura 10D)
- 5- Oito segmentos.....6
  - Sete segmentos.....13
- 6- Cerdas compostas presentes.....7
  - Cerdas compostas ausentes.....10
- 7- Cerdas compostas em todos os setígeros.....8
  - Cerdas compostas somente nos segmentos medianos.....*Nerillidopsis*  
(Figura 10E)
- 8- Três antenas.....9
  - Sem antenas..... *Thalassochaetus*  
(Figura 10F)
- 9- Antenas mais longas que a largura do prostômio.....*Micronerilla*

- (Figura 10G)
- Antenas mais curtas que a largura do prostômio, palpos com largura igual à do corpo.....*Longipalpa*  
(Figura 10H)
- 10- Antenas presentes.....11
- Antenas ausentes.....12
- 11- Três antenas.....*Trochonerilla*  
(Figura 10I)
- Duas antenas laterais ..... *Nerillidium*  
(Figura 10J)
- 12- Palpos presentes..... *Troglochaetus*  
(Figura 10K)
- Palpos ausentes..... *Afronerilla*  
(Figura 10L)
- 13- Cerdas compostas.....14
- Cerdas capilares..... *Psammoriedlia*  
(Figura 10M)
- 14- Três antenas enrugadas.....*Aristonerilla*  
(Figura 10N)
- Sem antenas ou palpos, cornos prostomiais laterais presentes..... *Paranerilla*  
(Figura 10O)



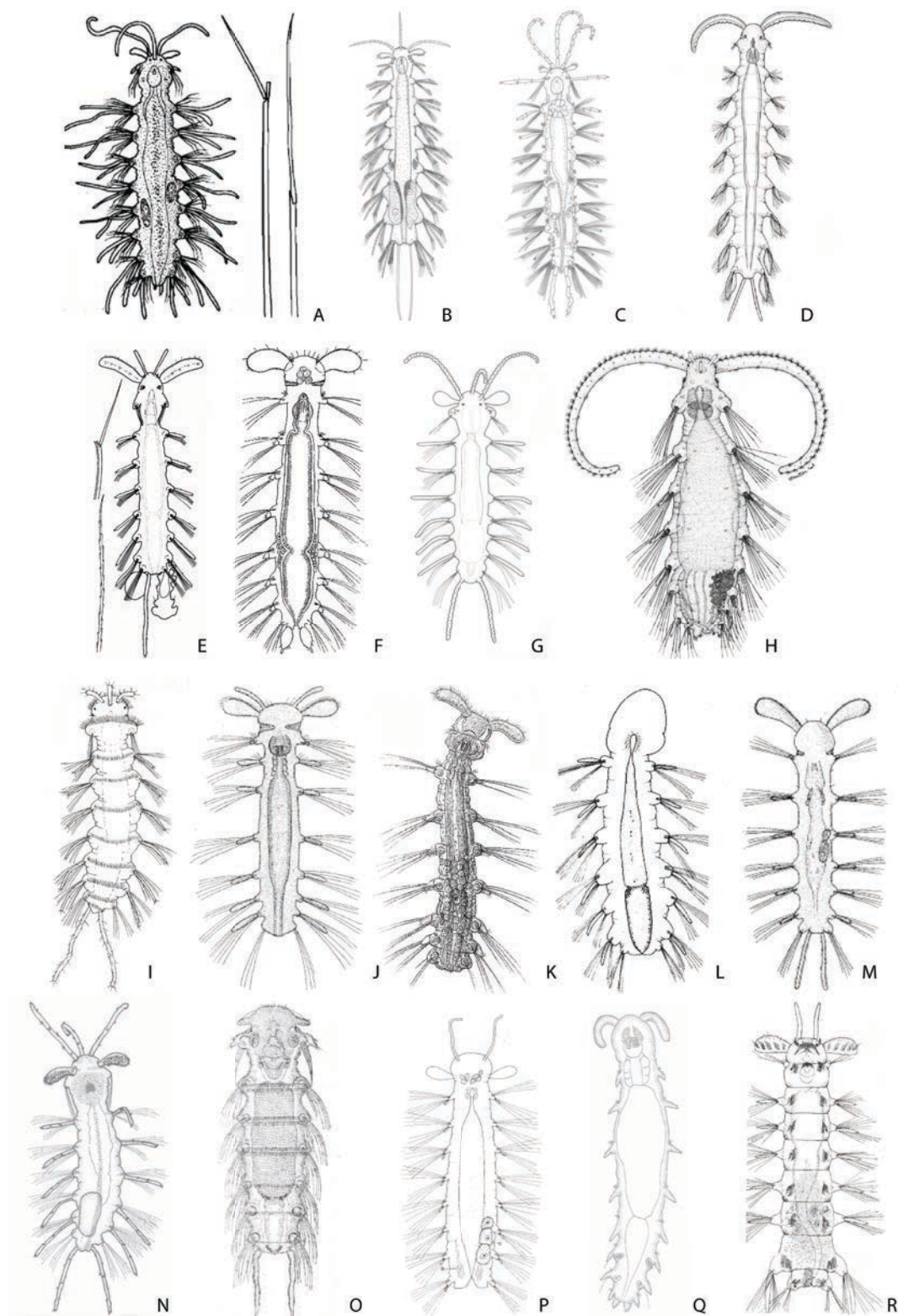


Figura 10. *Leptonerilla*, A; *Mesonerilla*, B; *Nerilla*, C; *Meganerilla*, D; *Nerillidopsis*, E; *Thalassochaetus*, F; *Micronerilla*, G; *Longipalpa*, H; *Trochonerilla*, I; *Nerillidium*, J; *Troglochaetus*, K; *Afronerilla*, L; *Psammoriedlia*, M; *Aristonerilla*, N; *Paranerilla*, O; *Bathychaetus*, P; *Xenonerilla*, Q; *Akeassoniella*, R. (A, Sterrer & Ilife 1982; B, Schmidt & Westheide 1977; C, de Du Bois-Reymond Marcus 1947; D, Boaden 1961; E, Jouin 1967; F, Ax 1954; G, Swedmark 1959; H, Worsaae et al. 2004; I, Tzelin & Saphonov, 1997; J, Remane, 1928; K, Delachaux 1921; L e P, Faubel 1978; M, Kirsteuer 1966; N, Müller 2002; O, Jouin & Swedmark 1965; Q, Müller et al. 2001; R, Tzetlin & Larinov, 1988)

## **Gênero *Nerilla* Claparède 1863**

### ***Nerilla mediterranea* Schlieper, 1925**

Figura 11

Material examinado – 2 espécimes analisados vivos. Areia grossa e cascalho, sublitoral, 8 metros de profundidade, Ilha do Itassusse (23°49'54,7"S, 45°26'35,4"O), Praia de Barequeçaba, São Sebastião, São Paulo. Uma parátipo montado para microscopia eletrônica (ZMUC-Pol XXXX).

Descrição – Espécimes com até 1 mm de comprimento e 0,1 mm em largura. Corpo delicado e transparente. Quatro olhos pigmentados no prostômio com coloração avermelhada (marrons nos animais observados por Du Bois-Reimond Marcus 1947). O corpo é característico do gênero: nove segmentos, dois palpos curtos em forma de bulbo, uma antena mediana e duas laterais anuladas longas, o segundo segmento mais comprido que os demais, dois cirros pigidiais anulados, cirros interramais no segmento 1 muito anulados, cirros interramais nos segmentos 2-8 cirriformes, cerdas capilares em todos os segmentos. Gonocóricos com três pares de espermióductos nos segmentos de 6, 7, 8, com uma abertura medio-ventral conjunta, ou abertura de tubas uterinas no segmento 7.

Habitat: Sublitoral raso, areia e cascalhos de conchas

Distribuição: Costa da França, Mar Mediterrâneo; Costa da Espanha e Portugal, Nordeste do Oceano Atlântico e Costa Sudeste do Brasil, Oeste do Oceano Atlântico.



Figura 11. Indivíduos de *Nerilla mediterranea* fotografados vivos sob microscopia ótica, coletados na Ilha do Itassusse, São Paulo. (A) Vista dorsal de um indivíduo vivo indicando antenas (an), palpo (pa), cirro interramal do primeiro setífero (se1), setífero dois (se2), três (se3), quatro (se4), cinco (se5), seis (se6), sete (se7), oito (se8), nove (se9), parapódio do segmento quatro e cirro pigidial (pc); (B) vista da região anterior indicando manchas oclares vermelhas (oc) e faringe (ph); (C) vista da região mediana indicando as cerdas capilares (cc).

Parergodrilidae (*Parergodrilus* e *Stygocapitella*) e *Hrabeiella* são enigmáticos anelídeos terrestres ou marinhos, atualmente classificados como poliquetas (Rota 1998; Purschke 1999). Os dois táxons não são considerados como grupos irmãos, mas são tratados em conjunto devido às suas similaridades morfológicas e de habitat (Jordens et al. 2004; Rouse & Pleijel 2001).

### ***Morfologia e biologia***

Parergodrilidae são transparentes, com no máximo 2,5 mm de comprimento (Figura 14). *Hrabeiella periglandulata* Pizl e Chalupský, 1984 atinge no máximo 2 mm de comprimento, apresenta glândulas epidérmicas conspícuas cobrindo a superfície corporal, com pontos epidérmicos brancos (Rota & Lupetti 1996) ou verde-oliva (Pizl & Chalupský 1984). O corpo não é distintamente regionalizado em Parergodrilidae e *Hrabeiella*. O prostômio de Parergodrilidae e *Hrabeiella* é arredondado, sem apêndices ou olhos. Par de órgãos nucais na margem posterior do prostômio muito similares em *Stygocapitella* e *Hrabeiella* (Purschke 1986; 2000). *Hrabeiella* pode apresentar estruturas sensoriais epidérmicas, incluindo um par de órgãos tipo fotorreceptores ciliados associados ao cérebro (Purschke 2000).

O peristômio é um anel, sem apêndices. Parergodrilidae tem uma probóscide ventral com características comuns entre *Parergodrilus* e *Stygocapitella* (Purschke 1987). Região bucal de *Hrabeiella* com almofada ciliada dorsalmente espessada com músculos e dutos glandulares similares ao ‘teto’ faringeano de muitos Clitellata (Rota 1998; Purschke 1999), sem musculatura ventral. Parergodrilidae e *Hrabeiella* com região “estomacal” expandida na porção anterior do trato digestivo que conduz a um intestino estreito, enrolado e espiralado em (Karling 1958; Pizl & Chalupský 1984). Membrana gular presente entre o primeiro e o segundo setígero em *Stygocapitella*, (Karling 1958). Segmentos similares e parapódios ausentes. Cerdas emergem diretamente da parede corporal, presentes em

todos os segmentos de *Hrabeiella*; em *Stygocapitella* e *Parergodrilus* há um segmento sem cerdas após o peristômio. Em *Stygocapitella*, os dois segmentos antes do pigídio não possuem cerdas (Karling 1958). Os setígeros de *Parergodrilus* e *Stygocapitella* têm um par de feixes de cerdas ventro-lateral. Duas cerdas capilares com base alargada por feixes em *Parergodrilus* (Reisinger 1925), exceto cerda copulatória robusta presente na extremidade posterior dos machos (Reisinger 1960). *Stygocapitella* tem seis cerdas por feixe no primeiro setígero, cinco ou seis no segundo e quatro nos oito setígeros seguintes. Cerdas tipo bilimbadas ou furcadas, semelhantes àquelas observadas em alguns Orbiniidae (exceto o primeiro setígero que apresenta um terceiro tipo de cerda). *Hrabeiella* têm quatro feixes com duas a quatro cerdas em cada setígero, representando feixes noto- e neurocerdais, apesar de todos repousarem ventro-lateralmente. As cerdas de *Hrabeiella periglandulata* têm bases cilíndricas que se expandem distalmente em lâminas achatadas (Jans e Römbke 1989), com pilosidade (Rota & Lupetti 1996; Purschke 1999). Pigídio é um lobo simples em *Parergodrilus*, e em forma de funil em *Stygocapitella* e *Hrabeiella* (Karling 1958; Pizl & Chalupský 1984).

Em Parergodrilidae os órgãos segmentares abrem-se como funis e são referidos como metanefrídios, apesar da sua origem ainda ser desconhecida. *Parergodrilus* tem órgãos segmentares pareados abrindo-se ventralmente no segundo e terceiro setígeros (Reisinger 1925). *Stygocapitella* tem esses órgãos no segundo, terceiro, quarto, sétimo, oitavo e décimo primeiro setígeros, sendo os nefrídios reduzidos no quinto e sexto setígeros (Karling 1958). Em *Hrabeiella*, os metanefrídeos (Rota 1998), abrem-se ventralmente entre o segundo e décimo segundo segmentos, mas podem estar ausentes em alguns segmentos (Pizl & Chalupský; 1984). Sistema circulatório completo está presente em todos os três taxa, apesar do vaso sanguíneo ventral ser mais proeminente em *Parergodrilus* e *Hrabeiella* (Karling 1958; Pizl & Chalupský 1984). *Stygocapitella* possui um sinus sanguíneo em torno do esôfago (denominado '*Oesophagealbulbus*' por Karling (1958) e contendo uma estrutura que é provavelmente o coração).

*Parergodrilus* e *Stygocapitella* são gonocóricos. Em *Parergodrilus*, as gônadas são limitadas ao sexto e sétimo setígeros. Os ovários das fêmeas

situam-se em um saco grande e produzem ovos com um diâmetro de até 150 µm que saem através de um dos dois gonodutos, que se abrem ventralmente em frente ao ânus. Nos machos, que raramente são encontrados, há um par de testículos no sétimo setígero, que se abrem em grandes vesículas seminais (Rota 1998). O átrio pode ser evertido e pode agir como um pênis, pois a fertilização aparentemente é interna (Reisinger 1960). Os ovos fertilizados são postos em uma massa gelatinosa secretada por duas grandes glândulas adanais (chamada *adanal glands* por Reisinger 1960); os juvenis, com quatro setígeros, eclodem dos casulos após 8-10 dias (Reisinger 1960). Em *Stygocapitella*, o macho apresenta um par de testículos, que saem ventralmente no nono segmento (Purschke & Jördens 2007) e a fêmea contém um par de ovários, com receptáculos seminais, abrindo no nono e décimo segmentos (Karling 1958). A fertilização provavelmente é interna. Glândulas semelhantes àsquelas de *Parergodrilus* ocorrem em fêmeas de *Stygocapitella* e deduz-se que produzam as cápsulas dos ovos. O desenvolvimento é direto e os juvenis eclodem com quatro setígeros (Purschke 1999). *Hrabeiella* é um hermafrodita simultâneo com um par de testículos no quinto segmento, que produzem espermatozóides alongados e filiformes ultraestruturalmente diferentes dos vistos em Clitellata ou de qualquer grupo de poliquetas (Rota & Lupetti 1997). O ovário está localizado entre o décimo segundo e décimo terceiro segmentos e há um saco de ovos com ovócitos amadurecendo se estendendo posteriormente até o décimo quinto segmento. Não há receptáculos seminais; o sítio de fertilização e detalhes do desenvolvimento são desconhecidos (Rota & Lupetti 1997; Rota 1998).

### **Filogenia e sistemática**

*Parergodrilus heideri* foi descrito como um arquianelídeo pertencente à família Parergodrilidae (Reisinger 1925) e *Stygocapitella subterranea* como integrante dos Capitellidae (Knöllner 1934), sem nenhuma referência sobre a sua similaridade com *Parergodrilus heideri*. Karling (1958) ao estudar *Stygocapitella* notou a sua similaridade com outros poliquetas, como *Parergodrilus*, Ctenodrilidae e Nerillidae, removendo-a dos Capitellidae e

criando a família Stygocapitellidae, exclusiva para esse táxon. Contudo, Reisinger (1960) considerou *Parergodrilus* e *Stygocapitella* muito similares e moveu *Stygocapitella* para Parergodrilidae, considerando essa família como relacionada à Nerillidae ou Drilomorpha. Fauchald (1977) agrupou Parergodrilidae e Ctenodrilidae na ordem Ctenodrilida, mas não justificou sua decisão. A proximidade filogenética de *Parergodrilus* e *Stygocapitella* foi subsequentemente sustentada pelo estudo de Purschke (1987) sobre a probóscide ventral, e pelo estudo de Jördens et al. (2004) com base em seqüências moleculares.

Uma relação próxima entre *Hrabeiella* e Parergodrilidae foi postulada por Pizl e Chalupský (1984), mas posteriormente rejeitada por Rota (1998), Purschke (1999) e Jördens et al. (2004). Da mesma forma, dados de sequenciamento de 18S rDNA, 28S rDNA, e CO1 de *Hrabeiella*, *Parergodrilus* e *Stygocapitella*, junto com uma variedade de outros Annelida e Protostomia, mostraram que Parergodrilidae é um grupo monofilético, mas que *Hrabeiella* não está filogeneticamente relacionada com ela.

As similaridades dos órgãos nucais e sistemas reprodutivos entre Parergodrilidae e *Hrabeiella* podem representar convergências adaptativas ao meio em que vivem (Rouse & Pleijel 2001; Jördens et al. 2004, Purschke & Jördens 2007). No entanto, Purschke e Tzetlin (1996) reconheceram a probóscide de Parergodrilidae como homóloga àquela de Arenicolidae, Cirratulidae, Orbiniidae e Terebellidae.

Análises moleculares colocaram Parergodrilidae próximo a Orbiniidae e *Questa* (Jördens et al. 2004). Normalmente estes poliquetas são listados como “sem posição” (*unplaced*), “*incertae sedis*” ou ainda “grupos de anelídeos problemáticos” em livros textos (Rouse & Fauchald 1997; Rouse & Pleijel 2001; Purschke 2005).

### **Ocorrência e aspectos ecológicos**

A família Parergodrilidae é composta pelas diminutas espécies *Parergodrilus heideri* Reisinger, 1925 e *Stygocapitella subterranea* Knoellner, 1934. A primeira espécie ocorre nas camadas superiores de solos de florestas e desde a primeira descrição na Áustria (Reisinger 1925) já foi

encontrada na Croácia, República Tcheca, França, Alemanha, Itália e Suécia (Rota 1998). *Stygocapitella subterranea* foi originalmente descrita em areias grossas da Baía de Kiel (Alemanha), por Knöllner (1934). Desde então foi registrada no meso- e supralitoral de praias arenosas em toda a Europa (Purschke 1999, Schmidt & Westheide 2000), na Tunísia (Westheide 1972), nas costas leste e oeste da América do Norte (Riser 1980; Purschke 1999, Schmidt & Westheide 2000), Austrália Ocidental (Hartmann-Schröder 1983) e Nova Zelândia (Riser 1984). Apesar de até o momento o gênero *Stygocapitella* apresentar apenas uma espécie formalmente descrita, Schmidt & Westheide (2000) distinguiram 3 populações de *S. subterranea* em estudos genéticos e questionaram o status cosmopolita da espécie. *Hrabeiella periglandulata* Pizl e Chalupský, 1984 foi descrita a partir de 'solos de prados' na República Tcheca e subsequentemente encontrada em solos de florestas na Alemanha (Jans & Römbke 1989), Itália (Rota & Lupetti 1996; 1997; Rota 1998), e Suécia (Erséus & Rota 1998).

Apesar de Paregodrilidae e *Hrabeiella* terem sido registrados majoritariamente na Europa, não há dúvidas de que existem outros pequenos poliquetas terrestres ainda por ser descobertos em outras partes do mundo. Não há registros publicados da família em águas ou solos brasileiros.

Chave para gênero de Parergodrilidae incluindo *Hrabeiella*:

- 1- Cerdas ausentes no primeiro segmento.....2
- Cerdas presentes em todos os segmentos..... *Hrabeiella*  
(Figura 12C)
  
- 2- Corpo opaco com 10 a 11 setígeros; cerdas limbadas e bifurcadas..... *Stygocapitella*  
(Figura 12A-B)
- Corpo translúcido, 8-9 setígeros presentes; todas as cerdas capilares com a base alargada..... *Parergodrilus*



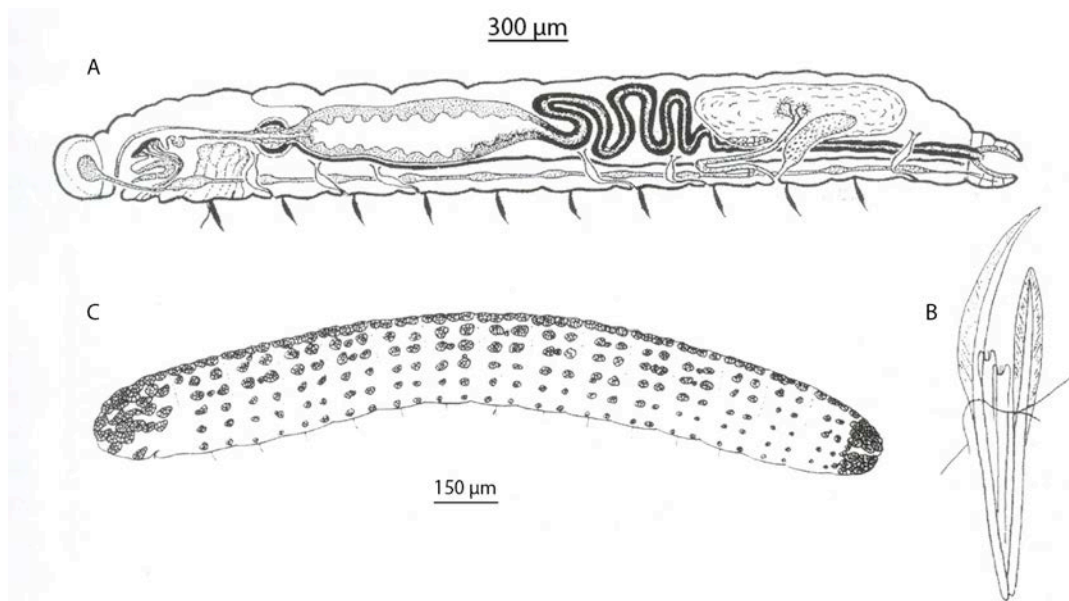


Figura 12. *Stygocapitella subterranea* (A e B), corpo um macho adulto completo mostrando a anatomia interna, visão lateral (A) e feixe de cerdas de um segmento posterior com cerdas bilimbadas e furcadas (B); *Hrabeilla periglandulata* (C), espécime completo mostrando as glândulas epidérmicas, visão lateral. Ilustração (A) retirada de Reisinger (1960); (B) modificada de Karling (1958) e (C) modificada de Pizl & Chalupsky (1984).

A família Polygordiidae tem um único gênero, *Polygordius* Schneider, 1868. Os poligordídeos são formas pequenas, semelhantes a nematoides, com corpo esbelto, afilado, cilíndrico, sem segmentação externa visível, parapódios ou cerdas. A superfície do corpo, extremamente lisa e iridescente, não apresenta ciliação externa aparente.

### **Morfologia e biologia**

Poligordídeos medem entre 10 e 100 mm de comprimento para até 200 segmentos. Prostômio curto, arredondado ou cônico. O peristômio forma um anel distinto, distinguível do prostômio por uma “dobra da cabeça” (Rota & Carchini 1999) (Figura 10A). Probóscide ausente, região anterior da faringe protrátil, com um saco faringeal imediatamente após a boca. Olhos (ou ocelos) normalmente ausentes, mas pode haver um ou quatro olhos prostomiais pretos ou vermelhos (Rouse & Pleijel 2001). Duas antenas (ou palpos, Rouse & Pleijel, 2001) frontais, sólidas e curtas e um par de órgãos nucais presentes na margem prostomial. Sistema circulatório fechado. Metanefrídios presentes ao longo de todo o corpo, mas os celomodutos não são aparentes. O pigídio pode ter forma de bulbo, com ou sem apêndices, apresentando até 50 glândulas adesivas em forma de papilas em sua volta (Westheide 2008).

A correta identificação de espécies de *Polygordius* requer rotinas laboratoriais de microscopia de varredura (Ramey *et al.* 2006). Rota & Carchini (1999) resumiram as características morfológicas necessárias para a identificação de espécies de *Polygordius*, como o tamanho do corpo, número de segmentos, coloração, forma do pigídio, presença de ciliação no corpo e padrão do sistema circulatório. Ramey *et al.* (2006) observaram que a coloração pode variar entre espécimes fixados ou vivos, ou entre machos e fêmeas maduros. Os mesmos autores encontraram semelhanças entre o padrão do sistema circulatório de *P. triestinus sensu* Jouin (1970), *P.*

*antarticus* Rota & Carchini, 1999 e de *P. jouinae* e consideraram limitado o valor diagnóstico deste caráter. Por outro lado, a forma do pigídio e as estruturas associadas como as glândulas pigidiaias e os lóbulos anais parecem ser caracteres taxonômicos úteis (Ramey et al. 2006). Excelentes e atualizadas revisões sobre a sistemática desta família foram feitas por Rota & Carchini (1999) e Ramey et al. (2006).

Poligordiídeos são gonocóricos, com exceção de *P. triestinus*, que pode ser hermafrodita. Os ovos e os espermatozóides são liberados na coluna d'água por uma ruptura na parede do corpo, a fertilização é externa e as larvas são do tipo trocófora. Em um grupo de espécies, como *P. neapolitanus*, as larvas se desenvolvem em uma “exolarva”, e em outro grupo, como *P. appendiculatus* e *P. eschaturus*, as larvas se desenvolvem em uma “endolarva”. Nas exolarvas, o desenvolvimento de segmentos em série atrás da parte presegmental da larva forma gradualmente o tronco do animal juvenil. Nas endolarvas o desenvolvimento dos segmentos se dá por dobras dentro do corpo larval (Westheide 2008).

### **Filogenia e sistemática**

*Polygordius*, com 16 espécies e duas subespécies, continua sendo o centro das atenções de muitos zoólogos. Foi estudando estes indivíduos que Hatschek (1878) usou pela primeira vez o termo trocófora, a partir do qual desenvolveu a teoria de que a trocófora é a forma larval de um animal hipotético denominado “Trochozoa”. A validade de *Chaetogordius canaliculatus* Moore 1904, descrito a partir de fragmentos, foi questionada por Hermans (1969) e a espécie e o gênero foram considerados inválidos por Westheide (2008), Rota & Carchini (1999), Rouse & Pleijel (2001), Ramey et al. (2006) e Worsaae & Kristensen (2005).

Houve um intenso debate na literatura quanto ao uso dos termos “palpos” ou “antenas” para os poligordiídeos. Os palpos de poligordiídeos já foram usualmente chamados de antenas, mas Rouse & Fauchald (1997) consideraram-nos homólogos aos palpos sulcados de Protodrilida. Por outro lado, Rouse & Pleijel (2001) sugeriram que esta homologia com palpos sulcados é injustificável, argumentando que os palpos de Polygordiidae

parecem ser inervados com a parte anterior do cérebro, enquanto que palpos verdadeiros são inervados com a parte mediana ou posterior do cérebro (Orrhage 1978). Os palpos da maioria de Protodrilida possuem um canal interno (Purschke 1993), mas são sólidos em *Polygordius*.

Rouse & Pleijel (2001) trataram os Polygordiidae como grupo irmão de Opheliidae, baseados em semelhanças na estrutura da cutícula, musculatura e locomoção, e também rejeitaram a interpretação de palpos sulcados considerando-os mais similares a palpos sensoriais (ou antenas) localizados na ponta do prostômio de certos ofeliídeos. Os supostos palpos parecem ser mais usados para funções sensoriais do que para alimentação (Rouse & Pleijel 2001). De acordo com Westheide (2008), estas semelhanças não comprovadas com Opheliidae podem refletir adaptações convergentes a sedimentos grossos e cascalhosos. Recentemente, uma análise molecular da filogenia de anelídeos posicionou *Polygordius lacteus* próximo a Hesionidae, Nephtyidae, Lumbrineridae e Aeolosomatidae (Rousset et al. 2007). Certamente estudos considerando mais genes e táxons, agregados a estudos morfológicos, poderão fundamentar de maneira mais consistente a posição filogenética desta família morfológicamente contraditória.

### **Ocorrência e aspectos ecológicos**

Os membros da família Polygordiidae ocorrem em habitats intersticiais de águas rasas até uma profundidade máxima registrada de 152 metros (Ramey et al. 2006). São carâterísticos de areias grossas e limpas, com poucos detritos e fragmentos de conchas (Westheide 2008).

Duas espécies foram descritas formalmente para o Brasil: *Polygordius eschaturus* du Bois-Reymond Marcus, 1948 e *Polygordius leo* du Bois-Reymond Marcus, 1955. *Polygordius appendiculatus* Fraipont, 1887 foi registrada para o Brasil por P.J.P. Santos (dados não publicados). Para mais detalhes ver a discussão abaixo .

## **Gênero *Polygordius* Schneider, 1868**

### ***Polygordius eschaturus* du Bois-Reymond Marcus, 1948**

Figuras 13 – 15

Material examinado – Neótipo, um indivíduo do mesolitoral da Praia da Feiticeira (23°50'43.8"S, 45°24'32.9"O), Ilhabela-SP, material será depositado no Museu de Zoologia da UNICAMP, 3 parátipos do mesmo local montados para microscopia eletrônica de varredura (SMF- XXXX - XXXX). Três indivíduos em lâminas permanentes coletados no mesolitoral da Praia Vermelha (22°57'15,9"S, 43°09'50.9"O), Rio de Janeiro (MBL – XXXX) e 3 indivíduos coletados no mesolitoral da Praia do Estaleiro (27°01'49"S 48°34'48"O), Santa Catarina, examinados vivos.

Descrição (sensu du Bois-Reymond Marcus, 1948) - *Polygordius eschaturus* mede 40 mm de comprimento e 0,21 mm de diâmetro, com dois apêndices e glândulas adesivas pigidiais (Figura 13). O número de segmentos varia entre 120-180. P.J.P Santos (não publicado) descreveu exemplares de *P. eschaturus* com 24 mm de comprimento e 0,21 mm de diâmetro.

Nota - As variações morfométricas podem ser decorrentes da regeneração de diferentes partes do corpo, como pigídio, apêndices pigidiais e antenas. du Bois-Reymond Marcus (1948) descreveu *Polygordius eschaturus* em uma praia da ilha de São Sebastião (SP). P.J.P. Santos (dados não publicados) identificou a mesma espécie de *Polygordius* na Praia Vermelha (RJ). Ambas as praias apresentam sedimento composto por areia grossa. Ramey et al. (2006) ressaltaram a grande seletividade dos poligordídeos por sedimentos grossos.

Habitat - Mesolitoral e sublitoral superior de praias reflectivas, com areia grossa e muita grossa.

Distribuição: Praias do Estaleiro e Praia do Estaleirinho, Balneário Camboriú, Santa Catarina; Praia da Feiticeira, Ilhabela, São Paulo; Praia Vermelha, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, Atlântico sudoeste.

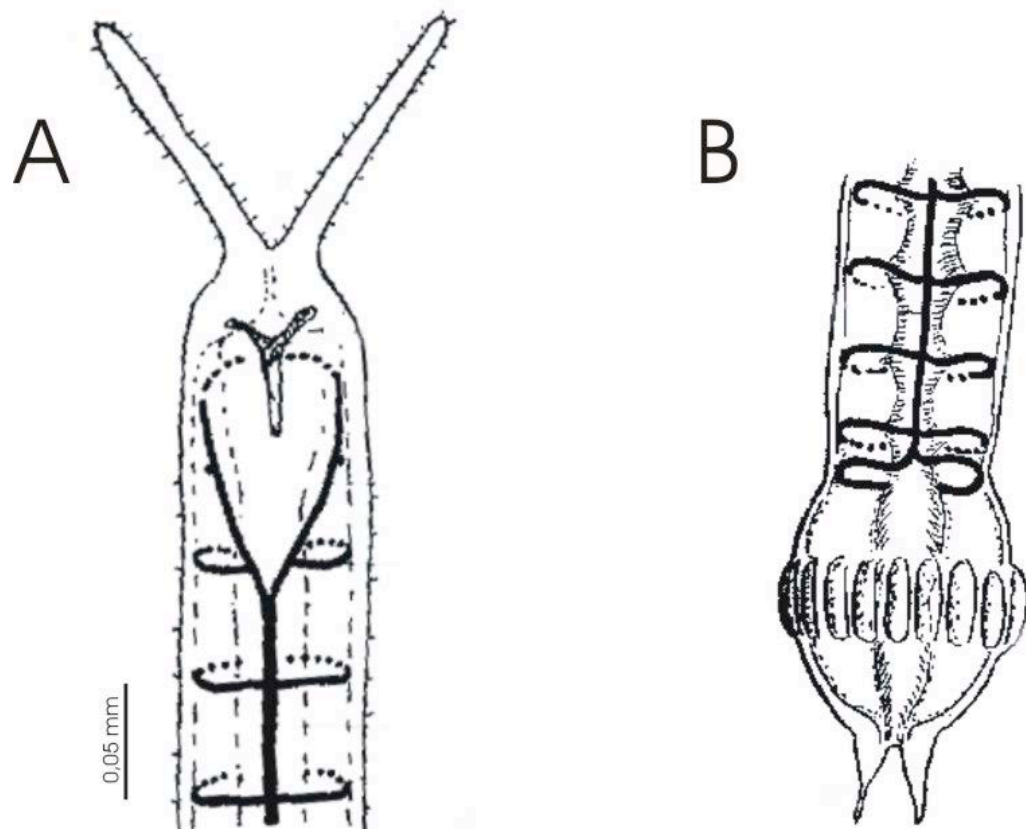


Figura 13. *Polygordius eschaturus* região anterior (A); pigídio (B) ilustrando. Modificado de Du Bois-Reymond Marcus (1948).



Figura 14. *Polygordius eschaturus*, indivíduo fotografado vivo (sob microscopia ótica), região anterior (A) ilustrando antenas (ann), prostômio (po) e boca (mo); pigídio (py) (B) ilustrando glândulas adesivas pigidiaais (ag) e cirro pigidial (pc).

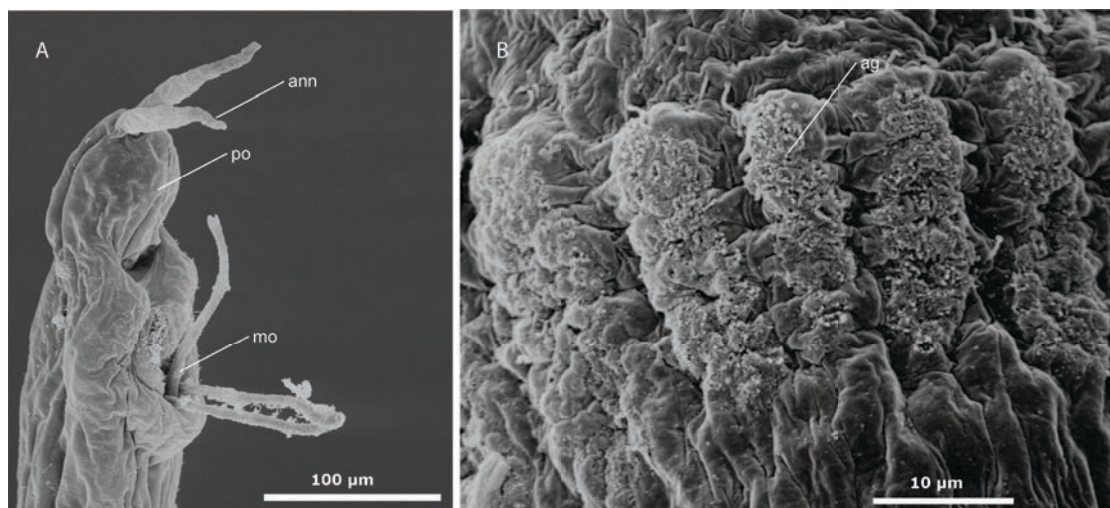


Figura 15. *Polygordius eschaturus* (MEV), região anterior (A) ilustrando antenas (ann), prostômio (po) e boca (mo); pigídio (B) ilustrando glândulas adesivas pigidiaais (ag).

***Polygordius leo* du Bois-Reymond Marcus, 1955**

Figura 16

Descrição - O único exemplar completo examinado de *Polygordius leo* du Bois-Reymond Marcus, 1955, também descrito para o Brasil, tem 40 mm de comprimento fixado ou 80 mm vivo, com 0,5 mm de diâmetro e em torno de 200 segmentos, com 8 a 15 apêndices pré-terminais (Figura 16B) e glândulas adesivas pigidiais.

Nota – P.J.P. Santos (dados não publicados) analisou 6 exemplares completos, mas fixados, de *P. leo*, com tamanhos variando de 20 a 80 mm de comprimento e até 1 mm de diâmetro.

Habitat – Mesolitoral, linha de maré baixa em areia grossa retida entre tufos de *Padina* em costões rochosos da Ilha de São Sebastião (Ilhabela -SP).

Distribuição – Ilhabela e São Sebastião, São Paulo, Brasil, Sudoeste do Oceano Atlântico, ao largo da Ilha de Cabo Frio.

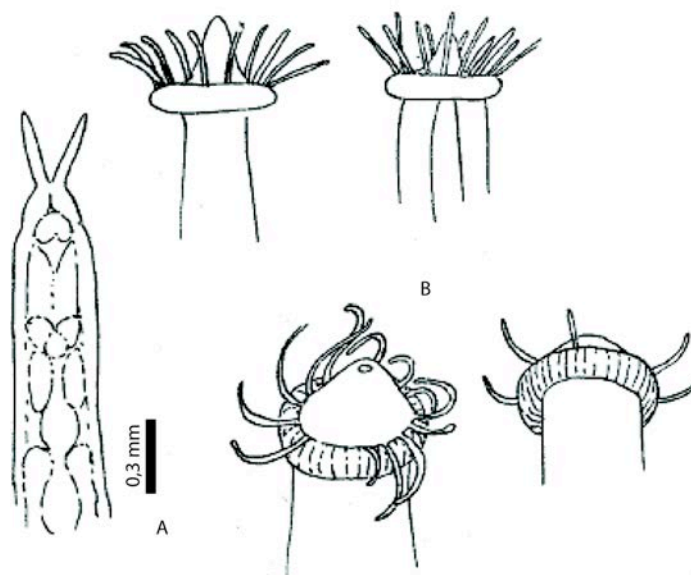


Figura 18. *Polygordius leo*, região anterior (A); pigídio (B). Modificado de Du Bois-Reymond Marcus (1948).



***Polygordius cf. appendiculatus* Fraipont, 1887**

Figuras 17-18

Material examinado – 2 espécimes montados para microscopia eletrônica de varredura (SMF – XXXX-XXXX). Praia do Cabelo Gordo (23°49'43,9"S, 45°25'22,9"O), São Sebastião, São Paulo; e 2 exemplares do Canal da Galheta (25°34'29,9"S, 48°19'25,5"O), sublitoral do Complexo Estuarino Paranaguá (Paraná) examinados em microscopia ótica.

Descrição - Esta espécie possui dois apêndices pré-terminais e glândulas adesivas pigidiais arredondadas características (Figura 17B e 18B). Os animais examinados possuíam tamanho variando de um pouco menos de 10 mm a aproximadamente 25 mm.

Nota – A identificação dos exemplares de São Sebastião e do Complexo Estuarino de Paranaguá como *Polygordius appendiculatus* foi baseada na presença dos dois apêndices pré-terminais do pigídio. No entanto, P. Ramey (dados não publicados) estudando populações desta espécie em Helgoland (Alemanha), encontrou indivíduos com dois e três apêndices pré-terminais no pigídio e questionou a validade deste caráter morfológico na identificação desta espécie. Análises moleculares em curso, com base no gene mitocondrial citocromo oxidase 1, definirão se esta espécie tem distribuição verdadeiramente anfi-atlântica (P. Ramey, dados não publicados).

Habitat – Sublitoral de areia grossa e média com acúmulos de folhas e galhos

Distribuição - *Polygordius appendiculatus* é uma espécie com ampla distribuição, sendo registrada em diversas localidades no Mediterrâneo e Atlântico Norte e no Atlântico sul e sudoeste (litoral da Argentina, Complexo Estuarino de Paranaguá, no Paraná, Ilhabela, em São Paulo).

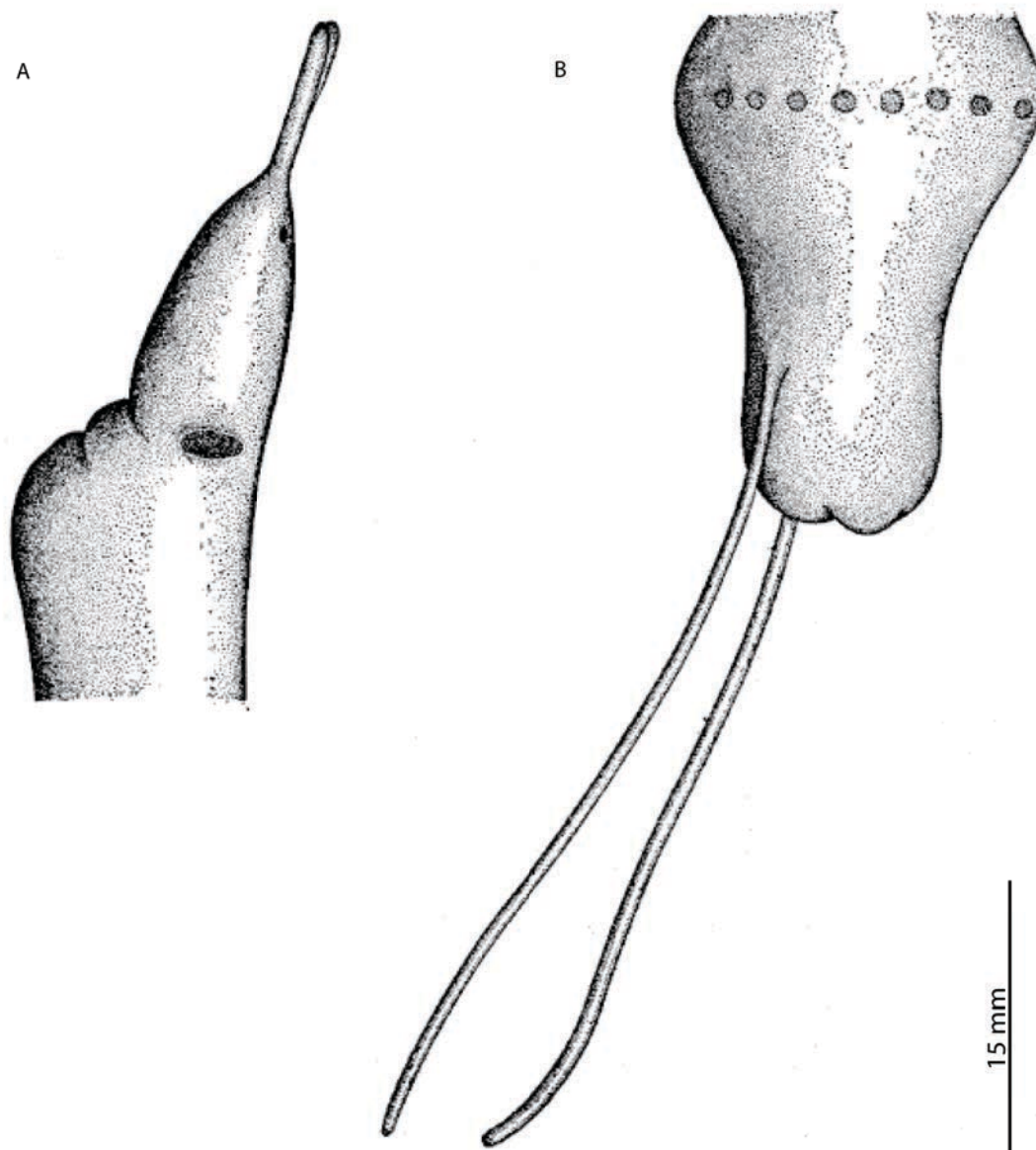


Figura 17. *Polygordius appendiculatus*, a região anterior (A); pigídio (B) ilustrando apêndices pré-terminais pigidiaes. Modificado de Cowles (1903).

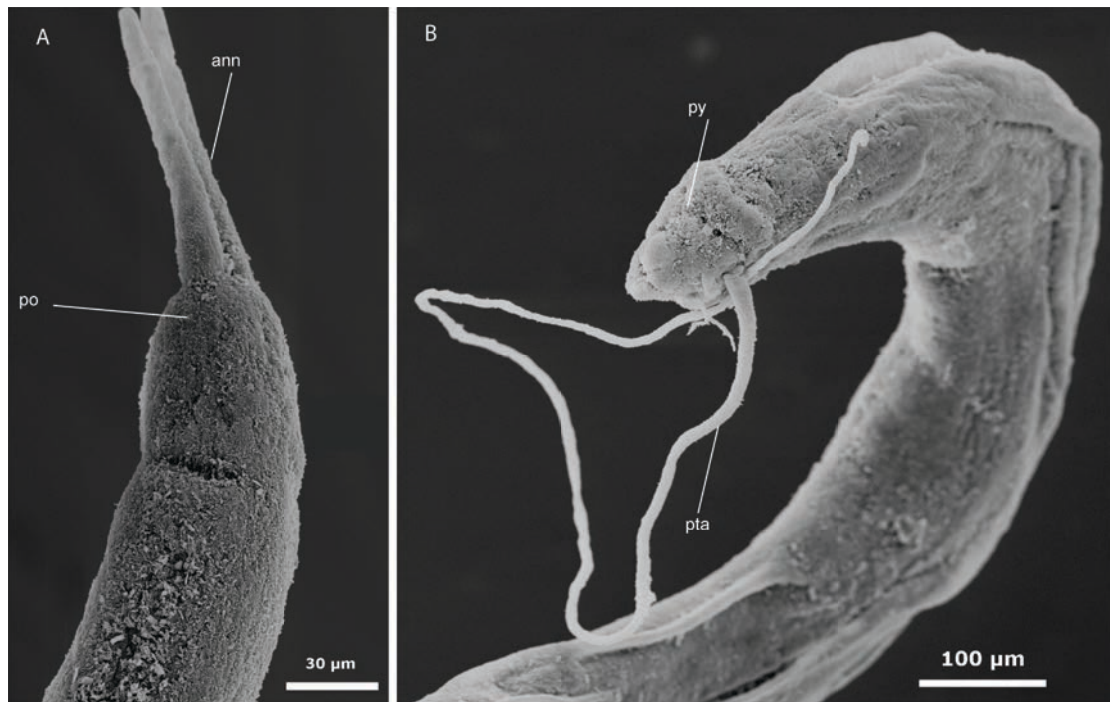


Figura 18. *Polygordius appendiculatus* (MEV), região anterior (A) antenas (ann) e prostômio (po); pigídio (py); (B), apêndice pré-terminais pigidiais (pta).

## PROTODRILIDAE Czerniavsky, 1881

---

Espécies da família Protodrilidae apresentam corpo alongado, afilado, com dois palpos e segmentação externa pouco aparente, sem parapódios evidentes ou cerdas. Ocorrem em espaços intersticiais de regiões entremarés e sublitorais. Habitam preferencialmente fundos de areia grossa, mas podem ser eventualmente encontradas em areia fina (von Nordheim 1989) ou na coluna d'água em cavernas (A. Martinez & K. Worsaae, em preparação).

### **Morfologia e biologia**

Os protodrilídeos medem entre 2 e 15 mm de comprimento para 21 até 77 segmentos. Os cílios são agrupados em tufo e/ou anéis, do prostômio ao tronco. Banda ciliar ventral contínua da boca até o pigídio. Cílios sensoriais enrijecidos simples e agrupados são abundantes. O padrão de ciliação externa e o tamanho dos cílios sensoriais são caracteres diagnósticos para algumas espécies (von Nordheim 1989; Westheide 2008). Dois palpos anteriores (antes chamados de tentáculos, em Westheide 1999) surgem do prostômio, móveis, flexíveis e com bases distintamente separadas; canais internos, conectados atrás do cérebro, não apresentam "ampola" (Purschke 1993). Dois estatocistos com funções fotoreceptivas (Purschke 1990a), dois órgãos nucais (Purschke 1990b) e, em algumas espécies, dois ocelos também estão presentes no prostômio (von Nordheim 1989). Faringe proeminente e ventral com uma suposta língua (Purschke & Jouin 1988). A extensão de glândulas salivares em ambos os lados do intestino é caractere diagnóstico das espécies de *Protodrius* (Jouin 1970, Westheide 2008). O sistema digestório é completamente ausente em *Parenterodrilus* (Jouin 1992). Pigídio bilobado, eventualmente três lobos (em *Protodrilus purpureus*, Jouin 1970) com glândulas adesivas (Westheide 2008; von Nordheim 1989).

Protodrilídeos são dióicos, com fecundação interna, desenvolvimento indireto com larvas planctotróficas e tempo de vida de aproximadamente um ano, com eventos reprodutivos sazonais (Westheide 2008; Giangrande 1997;

von Nordheim 1989). A maturidade sexual dos machos é evidenciada pela presença de órgãos laterais que formam espermatóforos associados às aberturas dos espermodutos. Dois tipos de esperma são produzidos pelos machos, um deles estruturalmente mais simples e possivelmente não fértil. As fêmeas possuem órgãos dorsais dispostos de forma segmentada que servem como aberturas genitais por onde o esperma passa para dentro da cavidade do corpo (Westheide 2008). Um tipo específico de comportamento de procura das fêmeas garante a adesão dos espermatóforos aos órgãos dorsais (Westheide 2008). Cada segmento fértil da fêmea pode produzir de 2 a mais de 160 ovos. Na maioria das fêmeas os ovos fertilizados são liberados por ruptura parcial da epiderme; em outras espécies, os ovos são liberados por ovidutos que consistem em um funil celômico conectado a um protonefrídio.

### ***Filogenia e sistemática***

Protodrilidae compreende dois gêneros *Parenterodrilus* e *Protodrilus*. *Parenterodrilus* Jouin, 1992 é constituído apenas pela espécie *Parenterodrilus taenioides*. O gênero *Protodrilus* Hatschek, 1880 compreende 31 espécies descritas. Os protodrilídeos foram originalmente considerados como arquianelídeos por Hatschek (1893). Estudos morfológicos de Purschke & Jouin (1988) sustentam a inclusão das famílias Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae na ordem monofilética Protodrilida. Dentro desta ordem, Saccocirridae formaria um clado com Protodrilidae, e Protodriloididae seria grupo irmão das duas (Worsaae & Kristensen 2005). As três famílias foram referidas a Canalipalpata *incertae sedis* por Rouse & Fauchald (1997) e a Protodrilida por Rouse & Pleijel (2001). Purschke (1990b) investigando os órgãos nucais de *Protodrilus*, *Saccocirrus* e *Protodriloides*, mostrou uma similaridade muito próxima com Spionida por características histológicas, especificamente pelo agrupamento de bulbos sensoriais e dendritos. Protodrilidae é um bom exemplo de uma família intersticial “eucelomada” que possui desenvolvimento por progênese, o que

sugere que a origem progenética e/ou no habitat intersticial não envolvem necessariamente a redução do celoma (Worsaae & Kristensen 2005).

### ***Ocorrência e aspectos ecológicos***

Apenas *Protodrilus corderoi* du Bois-Reymond Marcus, 1948 foi registrada no Brasil. Adicionamos no presente trabalho uma nova espécie de *Protodrilus* e uma espécie mantida em nível de gênero devido ao baixo número de indivíduos coletados e analisados.

Fauchald & Jumars (1979), estudando as guildas alimentares de poliquetas, classificaram os Protodrilidae como comedores de depósito de superfície ou herbívoros, móveis e sem mandíbulas. Muitas espécies comem o filme bacteriano do seu substrato e se arrastam utilizando sua banda ciliar ventral. A secreção de substâncias produzidas pelas glândulas adesivas, principalmente nos lobos pigidiais, grudam os protodrilídeos ao substrato (Westheide 2008).

Chave para gêneros de Protodrilidae:

- 1- Trato digestório evidente, faringe proeminente e ventral, cílios dispostos em tufo ou anéis ao longo de todo o corpo.....*Protodrilus* (Figura 19A)
- Trato digestório residual, lúmen ciliado muito estreito.....*Parenterodrilus* (Figura 19B)

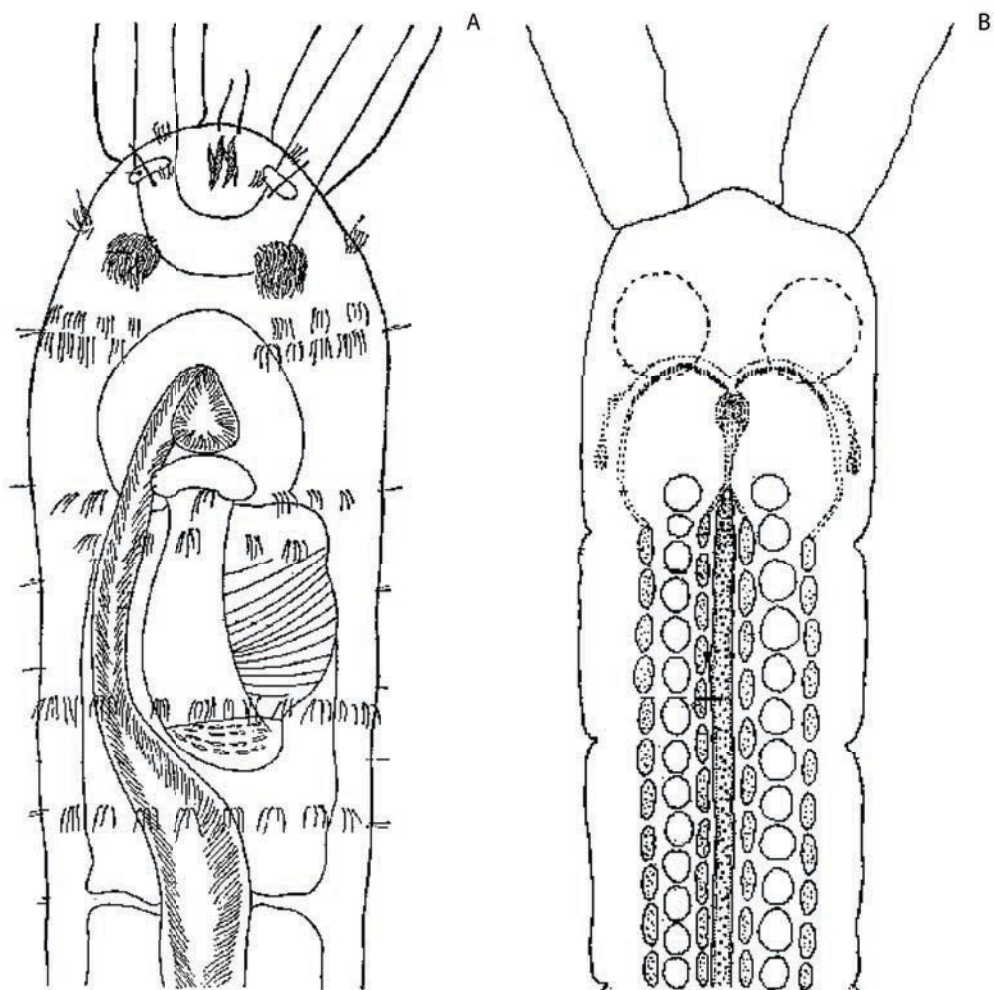


Figura 19. *Protodrilus hypoleucus*, A; *Parenterodrilus taenioides*, B. A, Jouin 1970; B, Jouin 1992.

### Gênero *Protodrilus* Hatschek, 1880 [von Nordheim 1989]

#### *Protodrilus corderoi* du Bois-Reymond Marcus, 1948

Figuras 20-22, Tabela 1

Material tipo – Neótipo, 2700 µm de comprimento (ZMUC-Pol XXXX), Praia de Toque-Toque grande, São Sebastião, São Paulo, Brasil (23°51'04"S 45°29'27" O). Areia média bem selecionada, 0-1 metros em uma praia reflectiva. Parátipos: quatro lâminas permanentes (ZMUC-Pol XXXX), mesma localidade que o neótipo. Parátipos adicionais serão depositados no Museu de Zoologia da UNICAMP, a partir de material exportado para a Dinamarca

(CITES No. 11BR006911/DF), aguardando a aprovação da solicitação de re-importação para o Brasil.

Material adicional: Três espécimes preparados para MEV (ZMUC- Pol XXXX) e quatro lâminas permanentes (ZMUC- Pol XXXX). Praia da Península, Barra Velha, Santa Catarina, Brasil (26°38'09"S 48°41'04"O). Zona de espraimento, areia grossa bem selecionada, mesolitoral. Praia do Tombo, Guarujá, São Paulo, Brasil (24°00'52"S 46°16'23"O). Areia média, praia intermediária, mesolitoral.

Diagnose - Corpo translúcido, com 40-47 segmentos com septos bem desenvolvidos. Glândulas salivares do segmento 1 até o segmento 8-16. Prostômios com dois palpos, sem olhos mas pequenos receptores ciliados sem pigmentação antero-dorsal; dois órgãos nucais circulares. Presença de glândulas segmentares adesivas em todos os segmentos corporais. Pigídio bilobado com lobos arredondados. Ciliação externa compreendendo um anel ciliar dorsal incompleta no peristômio próximo ao órgão nuczal, sem anéis ciliares no tronco e cílios sensoriais em todo o corpo. Glândulas bacilares fusiformes. Glândulas salivares se estendem do segmento 1 a 8-16. Órgãos laterais contínuos nos segmentos 7-12 nos machos. Espermatozóides a partir do segmento 9. Dois pares de espermodutos com gonóporos nos órgãos laterais dos segmentos 9-12. Fêmeas com ovócitos grandes a partir do segmento 15.

Descrição *sensu* Du Bois-Reymond Marcus (1948) - Segundo Du Bois-Reymond Marcus (1948), animais fixados medem de 1 a 2,5 mm de comprimento, podendo atingir 6 mm quando vivos, para 20-40 segmentos. As glândulas epidérmicas não são coloridas e as glândulas salivares chegam até o segmento 8. Ocelos, estatocistos e anéis de cílios laterais estão ausentes. Cílios sensoriais estão distribuídos ao longo do corpo com maior agregação na região posterior do corpo (Figura 20).

Descrição (medidas do neótipo, intervalos de todos os adultos tipos entre parênteses, Tabela 1) - Corpo delgado, 2700 µm de comprimento (2988-3521



$\mu\text{m}$ ,  $n=5$ , LM) e  $97 \mu\text{m}$  de largura nos segmentos medianos ( $53-101 \mu\text{m}$ ,  $n=7$ , LM), com 47 segmentos ( $39-47$ ,  $n=7$ , LM), todos com septos bem desenvolvidos (Figura 21F, 24A). Prostômio arredondado,  $31 \mu\text{m}$  de comprimento ( $15-31 \mu\text{m}$ ,  $n=6$ , LM) e  $39 \mu\text{m}$  de largura ( $29-42 \mu\text{m}$ ,  $n=10$ , LM), com dois palpos filiformes de  $250 \mu\text{m}$  de comprimento ( $162-250 \mu\text{m}$ ,  $n=7$ , LM) com tufo de cílios longos (Figura 21D,E). Órgãos nucais com  $10 \mu\text{m}$  de comprimento, densamente ciliados, ovais e dispostos dorsalmente (Figura 22C). Glândulas salivares do segmento 1 até 16 ( $8-20$ ), constituídas de células arredondadas/retangulares,  $10-15 \mu\text{m}$  de diâmetro, no entorno do trato digestório.

Presença de muitas glândulas bacilares no tronco e palpos (Figura 22B) até o pigídio e no entorno do órgão nocal, visível em MEV. As glândulas bacilares são aberturas pequenas de poros levemente proeminentes da epiderme, dando a estes animais uma textura epidérmica muito distinta, devido à alta densidade de glândulas bacilares, quando examinada em MEV (Figura 22). Um par lateral de glândulas adesivas segmentares em todos os segmentos do tronco, como uma elevação epidérmica com cerca de 10 pequenos poros (Figura 22B,F).

Pigídio bilobado, com lobos em forma de remo com  $45 \mu\text{m}$  de comprimento ( $25-45 \mu\text{m}$ ;  $n=4$ , LM) e  $55 \mu\text{m}$  de largura ( $27-55 \mu\text{m}$ ,  $n=4$ , LM), com cerca de 50 aberturas distais de glândulas adesivas (Figura 22G).

Prostômio com cílios terminais (órgão apical, cílios com comprimento de  $15-20 \mu\text{m}$ ,  $n=2$ , LM). Palpos com cílios sensoriais dispersos, que batem descoordenados (Figura 21C, 22D). Peristômio com anéis transversais de cílios móveis incompletos no dorso, continuando ventralmente com a ciliação dos órgãos nucais (Figura 21E, 22C). Banda ciliar medio-ventral como duas faixas de células multiciliadas (comprimento dos cílios:  $5-6 \mu\text{m}$ , em MEV,  $n = 2$ ) dispostos em um sulco. A banda ciliar medio-ventral diverge sobre o peristômio e rodeia a boca, convergindo novamente, antes do prostômio, onde é densamente ciliada. Área entre a banda ciliar medio-ventral e a abertura da boca sem ciliação (Figura 22E). Cílios sensoriais sobre todo o corpo, alguns deles organizados em faixas longitudinais, lateralmente ao longo do tronco (comprimentos dos cílios:  $15-18 \mu\text{m}$ ,  $n = 2$ , LM) (Figura 22H).

Machos com órgãos laterais ciliados contínuos ao longo dos segmentos 7 a 12 (Figura 22A). Quatro espermodutos com gonóporos entre os segmentos 9-12. Espermatozóides a partir do segmento 9, ocupando toda a cavidade do corpo. Fêmeas maduras com 6 a 8 ovos por segmento (30-35 µm de diâmetro, n=2) a partir do segmento 15. Ovidutos não observados.

Discussão - *Protodrilus corderoi* é caracterizada pela presença de glândulas segmentares adesivas em todos os segmentos corporais, assim como *Protodrilus adhaerens* Jägersten, 1985, *P. gracilis* von Nordheim, 1989 e *P. similis* Jouin, 1970. No entanto, estas diferem de *P. corderoi* pelos órgãos laterais separados e em posições diferentes (7-12 em *P. corderoi*, 6-12 em *P. adhaerens*, 7-13 em *P. gracilis* e 6-11 em *P. similis*) e diferentes estruturas epidérmicas, com glândulas bacilares fusiformes. Glândulas salivares se estendem apenas dos segmentos de 1 ao 5-6 em *P. gracilis* e *P. adhaerens* (1 a 8-16 em *P. corderoi*). A textura da epiderme, com glândulas abundantes, o número de espermodutos e os órgãos laterais contínuos são semelhantes aos de *P. helgolandicus* e *P. hypoleucus*. Deles difere pela presença de glândulas adesivas e posição dos órgãos laterais (7-12 em *P. corderoi*; 5-8 em *P. hypoleucus* e 6-9 em *P. helgolandicus*).

Du Bois-Reymond Marcus (1948) incluiu a maioria das características importantes para o diagnóstico da espécie em sua descrição original, mas faltavam informações sobre os órgãos laterais e os espermodutos devido à falta de machos maduros em suas coleções. A presença de glândulas adesivas segmentares e de estatocistos foram as únicas características importantes não reportadas por ela, provavelmente por serem estruturas muito pequenas e de difícil visualização em material fixado.

Habitat – Mesolitoral inferior e sublitoral superior de praias reflectivas com sedimentos médios a grossos.

Distribuição – Barra Velha, Santa Catarina; Guarujá e São Sebastião, São Paulo, Brasil, Oceano Atlântico sudoeste; Dominica, Mar do Caribe (Kirsteuer, 1967).

Tabela 01. Características merísticas e morfométricas (em  $\mu\text{m}$ ) do Neótipo, das lâminas montadas do material tipo e da literatura\* de *P. corderoi*.

	Marcus*	Neótipo	Média	Max.	Min.	No
Comp. total	2500	2700	2988	3541	2500	5
Max. L.	60-100	97	82	101	53	7
Comp. prostômio	-	31	22	31	15	7
Larg. prostômio	-	39	37	42	29	5
Comp. peristômio	-	130	122	154	73	7
Larg. peristômio	-	95	79	104	48	7
Comp. palpo	180-250	250	195	250	162	7
Comp. pigídio	25-40	45	37	45	25	4
Larg. pigídio	-	55	38	55	27	5
No. segmentos	20-40	47	41	47	39	7

Abreviações: Comp., comprimento, No., número; Larg., largura; Max., máximo. Min., mínimo

\* Du Bois-Reymond Marcus (1948)

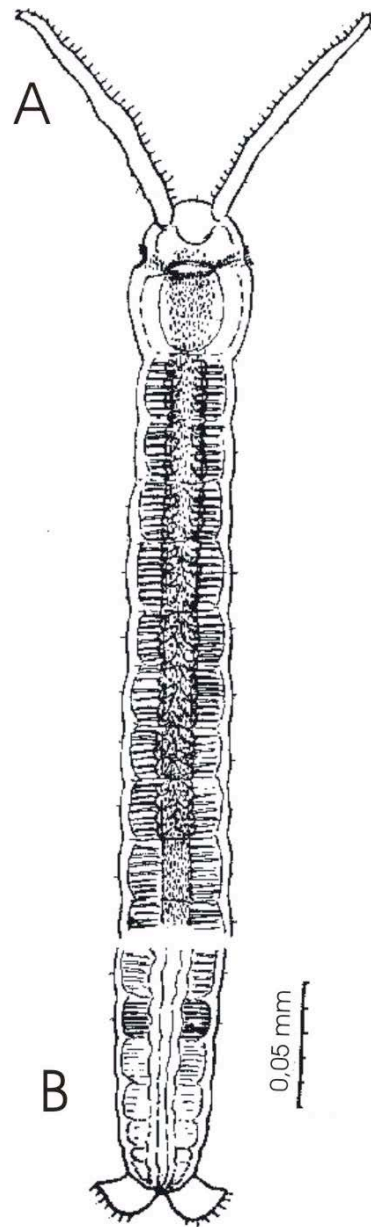


Figura 20. *Protodrilus corderoi* (A;B), região anterior (A), pigídio (B). Modificada de Du Bois-Reymond Marcus (1948).



Figura 21. Morfologia de *Protodrillus corderoi* (sob microscopia ótica). (A) vista interna e ventral, indicando a musculatura oblíqua (om), morfologia interna das glândulas segmentares adesivas (sag) e ciliação ventral; (B) vista dorsal anterior, indicando as glândulas epidérmicas (eg) e parte externa das glândulas segmentares adesivas (sag); (C) vista dorsal do palpo (pa) indicando os cílios sensoriais (jc); (D) vista anterior de um indivíduo adulto indicando palpos (pa), cílios sensoriais (jc), prostômio (pr), peristômio (pe) e glândulas salivares (sg); (E) vista ventral anterior indicando prostômio (pr) inserção dos palpos (pa) e cílios ventrais peristomiais (pvb); (F) vista lateral de um macho fixado e corado com shirlastina indicando peristômio (pe) prostômio (pr) e palpos (pa). Triângulos indicando septos dos segmentos.



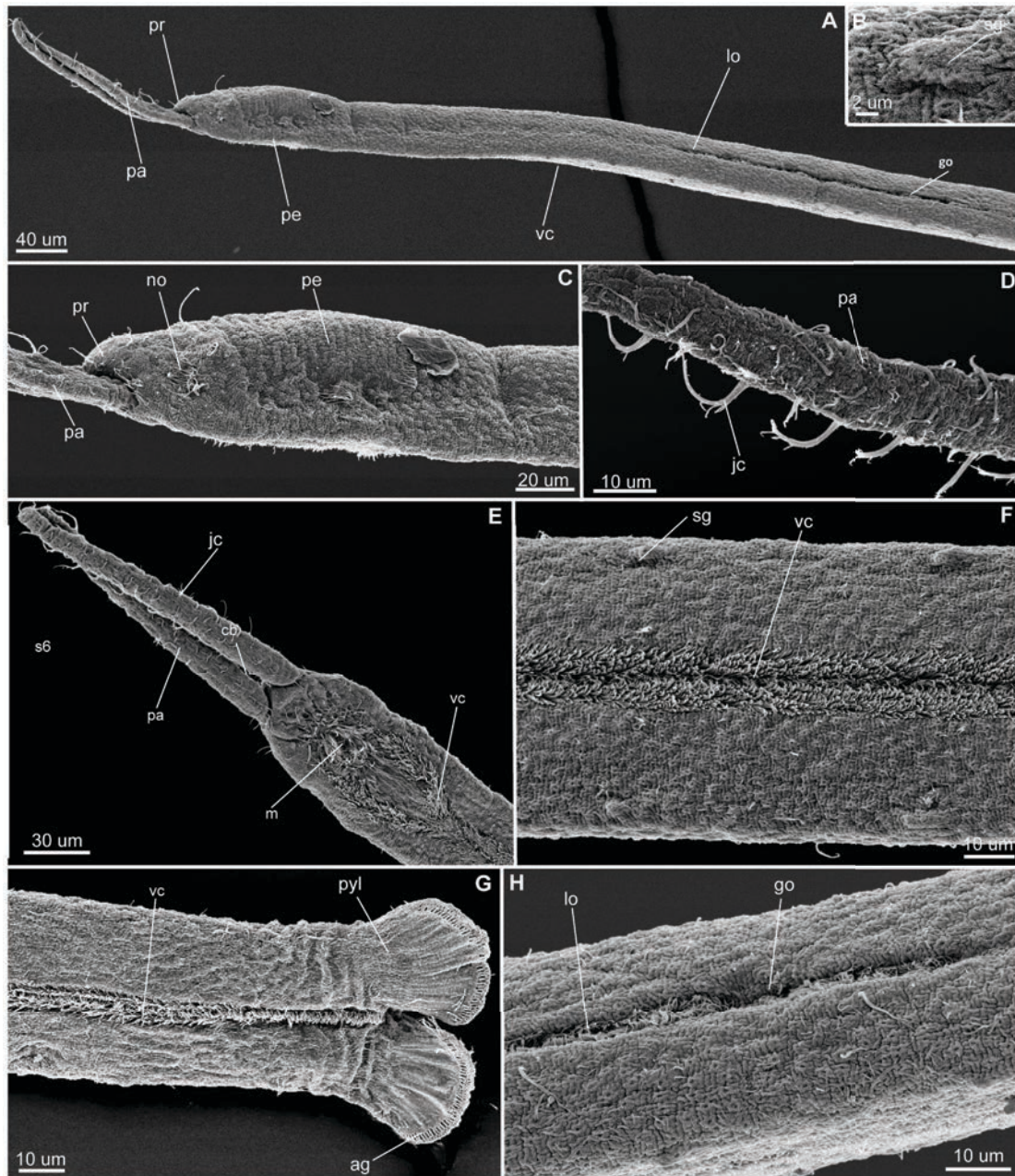


Figura 22. Morfologia externa de *Protodrilus corderoi* (MEV). (A) vista lateral de um macho indicando peristômio (pe) prostômio (pr), palpos (pa), ciliação ventral (vc), órgão lateral contínuo (lo) e gonóporos (go); (B) detalhe de uma glândula segmentar adesiva (sg), (C) vista lateral anterior indicando posição dos órgãos nucais (no); (D) vista lateral dos palpos mostrando disposição dos cílios sensoriais (jc), (E) vista ventral anterior indicando banda ciliar nos palpos (cb), boca (m) e ciliação ventral (vc); (F) vista ventral mostrando um órgão segmentar (sg) e ciliação ventral (vc); (G) vista ventral da região posterior indicando um lobo pigidial (pyl), (H) visão lateral do segmento 9 mostrando uma região do órgão lateral (lo) de um macho e o gonóporo (go).

**Protodrilus sp. nov. 1.**

Figura 23-24, Tabela 2.

Material tipo - Holótipo, lâmina permanente de um macho, 5595 µm de comprimento (ZMUC-Pol XXXXX), Praia de Estaleiro, Santa Catarina, Brasil. (27°01'49"S 48°34'48"O), zona de empinamento de onda ao espraimento, areia média a grossa bem selecionada, mesolitoral, 3 metros de profundidade. Parátipos: 20 lâminas montadas (ZMUC-Pol, XXX-XXX) e cinco espécimes para MEV (ZMUC-Pol, XXX-XXX). Parátipos adicionais serão depositados no Museu de Zoologia da UNICAMP, a partir de material exportado para a Dinamarca (CITES No. 11BR006911/DF), aguardando a aprovação da solicitação de re-importação para o Brasil.

Material adicional: 5 lâminas montadas (ZMUC-Pol, XXX-XXX) e 3 espécimes para MEV (ZMUC-Pol, XXX-XXX), Praia de Estaleirinho, Santa Catarina, Brasil (27°02'59"S 48°35'12"O), zona de empinamento de onda ao espraimento, areia média a grossa bem selecionada, mesolitoral, 3 metros de profundidade. 5 lâminas montadas (ZMUC-Pol, XXX-XXX) e 3 espécimes de MEV (ZMUC-Pol, XXX-XXX), Barra da Tijuca, Rio de Janeiro, Brasil (23°00'51"S 43°22'23"O), Zona de espraimento, areia média, mesolitoral.

Diagnose - Corpo translúcido, com 41-63 segmentos. Todos os segmentos com septos bem desenvolvidos. Glândulas salivares nos segmentos 1-9. Prostômio com dois palpos, sem olhos, mas dois órgãos nucais dorsais arredondados. Pigídio bilobado com os lobos em forma de remo adesivo. Ciliação externa composta por três anéis ciliares no peristômio, sendo os mais anteriores dorsalmente incompletos; sem anéis ciliares no tronco e abundantes tufo ciliares e cílios sensoriais no tronco e palpos. Órgãos laterais segmentados ocorrendo dos segmentos 7 ao 12 em machos; gonóporos dos segmentos 10 ao 12; glândulas salivares se estendem apenas até o segmento 9. Espermatozóides nos segmentos 6-7. Três pares de espermodutos com gonóporos dos segmentos 10 ao 12. Fêmeas com ovos grandes em pacotes bilaterais ao longo do intestino a partir do segmento 12.

Descrição (medidas do holótipo, intervalos de todos os adultos tipos entre parênteses, Tabela 3) - Corpo delgado e translucido, 5595  $\mu\text{m}$  de comprimento (4529-5595  $\mu\text{m}$ ,  $n=11$ ) e 77  $\mu\text{m}$  de largura (67-95  $\mu\text{m}$ ,  $n=11$ , LM). Prostômio arredondado, 20  $\mu\text{m}$  de comprimento (16 – 32  $\mu\text{m}$ ,  $n=11$ , LM) e 51  $\mu\text{m}$  de largura (36-52  $\mu\text{m}$ ,  $n=11$ ), com dois palpos filiformes de 262  $\mu\text{m}$  de comprimento (195-279  $\mu\text{m}$ ,  $n=10$ ) contendo uma banda ventral e tufo de cílios (Figura 23A-F, Figura 24A-H). Órgãos nucais com 10-15  $\mu\text{m}$  de comprimento, densamente ciliados, arredondados e dispostos dorsalmente (Figura 24C). Glândulas salivares do segmento 1 ao 9 (Figura 23A), constituídas de células arredondadas/retangulares, 15-25  $\mu\text{m}$  de diâmetro, no entorno do trato digestório.

Presença de glândulas bacilares em toda a superfície do corpo (Figura 23C), mais abundantes no entorno da banda ciliar médio-ventral. As glândulas bacilares são aberturas pequenas de poros levemente proeminentes na epiderme (Figura 26G). Pigídio bilobado, com lobos em forma de remo com 43  $\mu\text{m}$  de largura (25-50  $\mu\text{m}$ ,  $n=9$ , LM) e 46  $\mu\text{m}$  de comprimento (39-52  $\mu\text{m}$ ,  $n=9$ , LM), com ca. de 50 aberturas de glândulas adesivas terminais (Figura 24F).

Prostômio com poucos cílios terminais (órgão apical) e 2-3 tufo de cílios móveis no entorno na inserção dos palpos (Figura 24E); e uma banda médio-ventral transversal entre o prostômio e peristômio (Figura 24D). Peristômio com três anéis transversais de cílios móveis (Figura 24E). Primeiro anel posterior apenas dos órgãos nucais, dorsalmente incompletos, 30-40  $\mu\text{m}$  da região anterior do prostômio ( $n = 3$ , MEV) compreendendo 3-4 tufo cada um com 10-15 cílios, espaçadas 5-6  $\mu\text{m}$  (comprimento dos cílios: 10-15  $\mu\text{m}$ ,  $n = 3$ , MEV). Segundo anel ciliar semelhante ao primeiro, com a distância de 80-100  $\mu\text{m}$  a partir do extremo anterior ( $n = 3$ , MEV; comprimento dos cílios: 10-15  $\mu\text{m}$ ,  $n = 3$ , MEV). Terceiro anel completo dorsalmente, com a distância 120-150  $\mu\text{m}$  a partir do extremo anterior ( $n = 3$ , MEV; comprimento dos cílios: 10-15  $\mu\text{m}$ ,  $n = 3$ , MEV). Banda médio-ventral ciliada do peristômio até o pigídio, com ciliação envolvendo a boca (Figura 24D). Ciliação densa ao redor do ânus (Figura 24F).

Cílios sensoriais sobre todo o corpo, mais abundantes lateralmente ao



longo do tronco (comprimento dos cílios: 15-18  $\mu\text{m}$ , n = 2, MEV). Tufos com 6 a 7 cílios espalhados ao longo da superfície corporal (comprimento dos cílios: 7-10  $\mu\text{m}$ , n = 2, MEV) (Figura 24G).

Machos com órgãos pares laterais do segmento 7 ao 12; com bandas ciliadas cercadas por glândulas. Três pares de espermodutos com gonóporos nos órgãos laterais dos segmentos 10-12 (Figura 24A, H). Esperma a partir do segmento 7, ocupando toda a cavidade do corpo. Fêmeas maduras com 7-8 ovos por segmento, em pacotes em ambos os lados do intestino a partir do segmento 12 até o pígidio (Figura 23B-E). Ovidutos não observados.

Discussão - *Protodrilus* sp nov. 1 difere de *Protodrilus corderoi* pela presença de órgãos laterais segmentados nos segmentos 7 ao 12, pela presença de apenas três espermodutos e pela presença de gonóporos nos segmentos 10 ao 12; glândulas salivares se estendem apenas até o segmento 9 (até 8 a 16 em *P. corderoi*), ausência de glândulas adesivas segmentares e presença de três anéis no peristômio (presença de apenas um anel em *P. corderoi*).

As espécies mais parecidas com *Protodrilus* sp nov. 1 são *P. hypoleucus* e *P. helgolandicus*, das quais difere pela presença de órgãos laterais segmentados dos segmentos 7 ao 12 e pelas glândulas salivares se estendendo apenas até o segmento 9 (18-20 em *P. hypoleucus* e *P. helgolandicus*).

Habitat - Mesolitoral inferior e sublitoral superior de praias reflectivas com sedimentos médios a grossos

Distribuição: Praia de Estaleiro, Praia do Estaleirinho, Balneário Camboriú, Santa Catarina; Barra da Tijuca, Rio de Janeiro, Brasil, Oceano Atlântico sudoeste.

Tabela 2. Características merísticas e morfométricas (em  $\mu\text{m}$ ) do holótipo e das lâminas montadas do material tipo de *Protodrillus* sp. nov. 1.

	Holótipo	Média	Min.	Max.	No.
Comp. Total	5595	5243	4529	5948	11
Larg. Max.	77	79	67	95	11
Comp. prostômio	20	22	16	32	11
Larg. prostômio	51	44	36	52	11
Comp. peristômio	171	167	143	179	11
Larg. peristômio	83	87	69	110	11
Comp. palpo	262	247	195	279	10
Comp. pigídio	43	39	25	50	9
Larg. pigídio	50	46	39	52	9
No. segmentos	58	53	41	63	10

Abreviações: Comp., comprimento, No., número; Larg., largura; Max., máximo. Min., mínimo

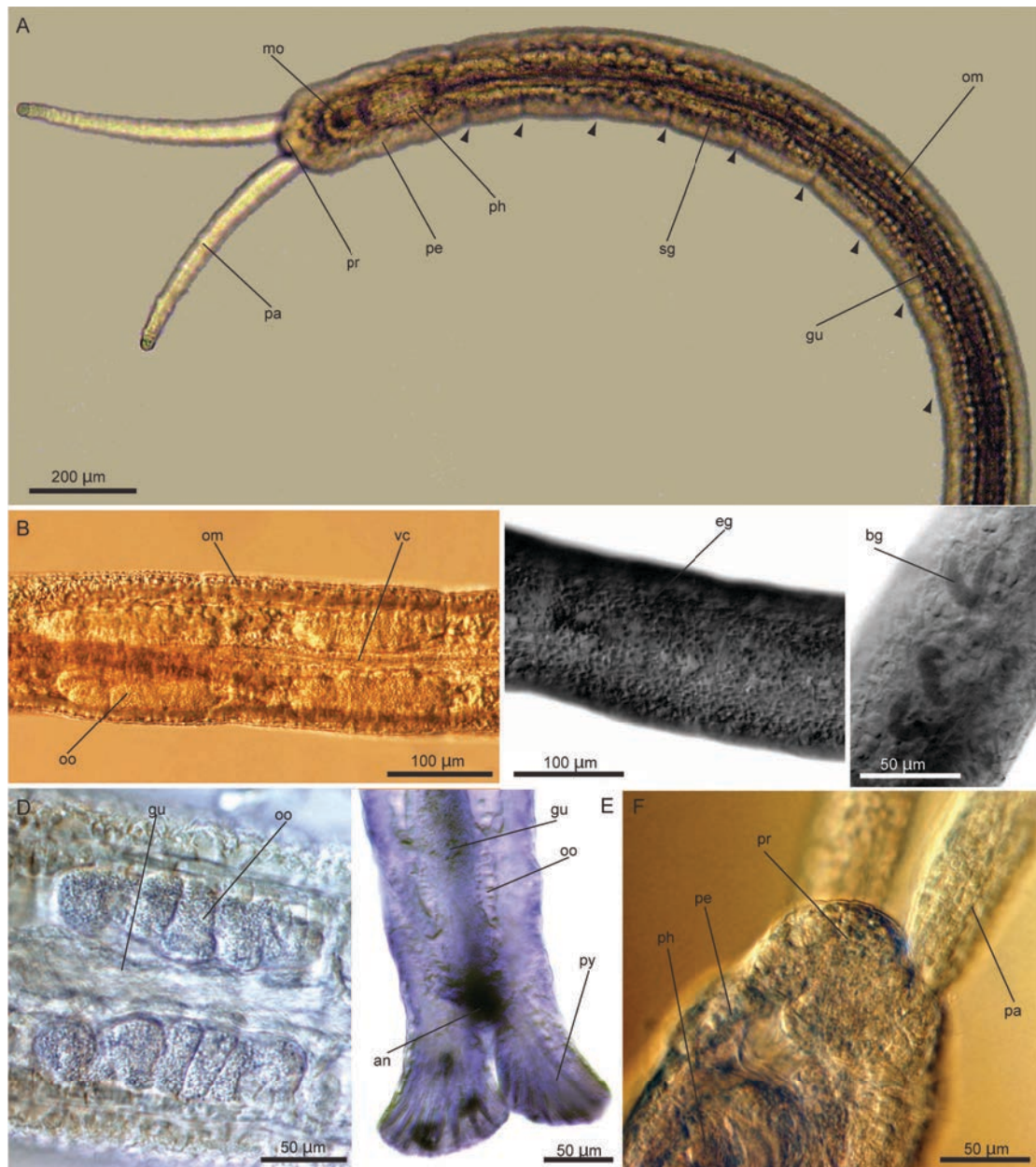


Figura 23. *Protodrilus* sp. nov. 1 (sob microscopia ótica). (A) vista anterior indicando os palpos (pa), prostômio (pr), peristômio (pe) e bulbo faringeal (ph), boca (mo), glândulas salivares (sg), trato digestório (gu) e musculatura oblíqua (om), (B) vista da região mediana de uma fêmea indicando os ovócitos (oo) e a ciliação ventral (vc); (C) composição de duas fotos indicando as glândulas epidérmicas (eg) em todo o corpo e as glândulas bacilares (bg); (D) vista do segmento 20 de uma fêmea indicando os ovócitos (oo) dentro de pacotes bilaterais e o trato digestório (gu); (E) vista posterior de uma fêmea indicando os ovócitos (oo) dentro de pacotes bilaterais; o trato digestório (gu), ânus (an) e pigídio (py); (F) vista anterior de um indivíduo adulto indicando palpos (pa), prostômio (pr), peristômio (pe) e bulbo faringeal (ph). Triângulos indicando septos dos segmentos.

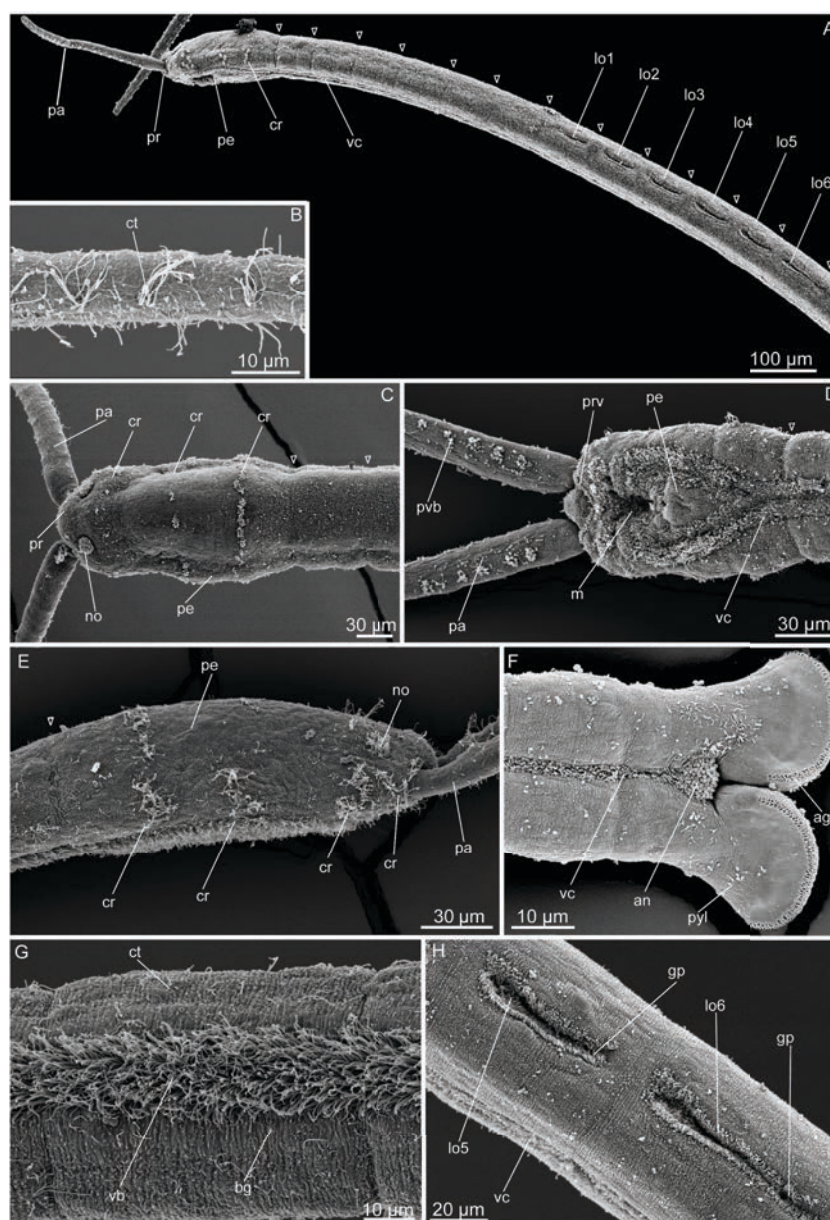


Figura 24. *Protodrilus* sp. nov. 1 (MEV). (A) vista lateral de um macho indicando peristômio (pe), anel ciliar (cr), ciliação ventral (vc), órgão lateral segmentado 1 (lo1), 2 (lo2), 3 (lo3) e 4 (lo4) (B) vista lateral dos palpos mostrando disposição dos tufo de cílios (ct); (C) vista dorsal anterior indicando palpos (pa), prostômio (pr), posição dos órgãos nucais (no), peristômio (pe), e anéis ciliares (cr); (D) vista ventral anterior indicando banda ciliar nos palpos (pvb), boca (m); ciliação ventral (vc); porção ventral do prostômio (prv) e peristômio (pe); (E) vista lateral anterior indicando palpos (pa), posição dos órgãos nucais (no), peristômio (pe), e anéis ciliares (cr); (F) vista ventral da região posterior indicando um lobo pigidial (pyl), ânus (an) e glândulas adesivas (ag); (G) vista ventral de um segmento indicando tufo de cílios (ct), banda ciliar médio-ventral (vb) e glândulas bacilares (bg); ciliação ventral (vc); porção ventral do prostômio (prv) e peristômio (pe); (H) vista lateral do segmento 11 e 12 mostrando o quinto e o sexto órgão lateral (lo5, lo6) e de um macho e os gonóporos (go).

***Protodrilus* sp.**

Figura 25, Tabela 3.

Material examinado - Espécimes, três lâminas montadas (ZMUC-Pol, XXX-XXX) e três animais examinados vivos. Praia da Feiticeira (23°50'43.8"S, 45°24'32.9"O), Ilhabela, São Paulo, Brasil.

Descrição- Corpo translúcido com 6500 µm de comprimento, largura máxima de 105-170 µm (n = 3, LM), com 25-30 segmentos, afinando e com segmentos ligeiramente inflados para o pigídio. Septos ausentes nos segmentos 1-3. Glândulas salivares bem desenvolvidas dos segmentos de 1 ao 10-11, expandindo-se apenas ventralmente nos segmentos 14-15. prostômio com dois longos palpos ciliados (comprimento: 500-550 µm, n = 3, LM), sem olhos, mas com receptores arredondados não pigmentados, ciliados, dorso-anteriores (Diâmetro: 12-15 µm, n = 3, LM); órgãos nucais estendendo-se dorsolateralmente entre prostômio e peristômio. Pigídio bilobado com longos lóbulos adesivos (comprimento: 47-56 µm, n = 3, LM). Ciliação externa compreendendo dois anéis ciliares bem desenvolvidos no peristômio (n=1, MEV), sem anéis ciliares no tronco e abundantes tufo ciliares e cílios sensoriais no tronco e palpos. Órgãos laterais segmentados dos segmentos 7 ao 16 nos machos, sendo o primeiro reduzido a um pequeno buraco, arredondado e ciliado (Figura 25A-F). Espermatozóides nos segmentos 10-12 (n = 2). Fêmeas com ovos a partir do segmento 20 (n = 1).

Discussão – A decisão de não descrever esta espécie como nova deveu-se à insuficiência de material para um diagnóstico mais seguro. Muitos dos caracteres, glândulas salivares, palpos ciliados e os ovos nas fêmeas, foram descritos a partir de espécimes vivos, que foram posteriormente muito danificados durante o processo de fixação.

Habitat – Mesolitoral superior e sublitoral superior de praias reflectivas com sedimentos médios a grossos.

Distribuição – Praia da Feiticeira, Ilhabela, São Paulo, Oceano Atlântico sudoeste.

Tabela 3. Características merísticas e morfométricas (em  $\mu\text{m}$ ) de *Protodrilus* sp. montado em lâminas

	Média	Min.	Max.	N
Total C.	6500			1
Max. L.	128	105	170	3
Comp. prostômio	41	31	53	3
Larg. prostômio	51	41	65	3
Comp. peristômio	240	198	286	3
Larg. peristômio	177	147	235	3
Comp. palpo	521	498	543	2
Comp. pigídio	51	47	56	2
Larg. pigídio	22	22	25	3
No. segmentos	28	25	39	3

*Abreviações:* Comp., comprimento, No., número; Larg., largura; Max., máximo. Min., mínimo





Figura 25. Morfologia de *Protodrilus* sp. (A) vista ventral indicando as glândulas bacilares (bg) e a ciliação ventral (vc); (B) vista posterior indicando um dos lobo do pigídio (pyl); (C) vista lateral anterior de um indivíduo adulto indicando palpo (pa), estatocisto (st), prostômio (pr), peristômio (pe), cílio sensorial (jc), abertura das glândulas salivares (sgo) e bulbo faringeal (ph); (D) região anterior indicando a boca (mo), as glândulas salivares (sg) e o trato digestório (gu); (E) vista lateral de um macho indicando o primeiro órgão lateral (lo1), e o décimo (lo10); (F) vista lateral de um segmento indicando uma célula das glândulas salivares (sgc). (A-D) Indivíduos fotografados vivos com microscópio óptico, (E) microscopia eletrônica de varredura e (F) indivíduos fixados fotografados com microscópio ótico.

## Protodriloididae Purschke & Jouin, 1988

---

Espécies de Protodriloididae são finas e achatadas, ocorrendo em sedimentos médios e grossos, raramente finos, principalmente em regiões sublitorais e no mesolitoral inferior, onde geralmente formam populações agrupadas e abundantes, com 100 a 1000 indivíduos por 100 cm<sup>3</sup> (Westheide 2008).

### **Morfologia e biologia**

Protodriloidídeos medem até 13 mm de comprimento para até 50 segmentos. Os palpos (possivelmente antenas) parecem extensões anteriores do prostômio, sem a presença de um canal central (Westheide 2008; Purschke & Jouin 1988). Dois órgãos nucais. Os olhos e o chamado estatocisto, típicos dos protodrilídeos, estão ausentes. Estruturas prostomiais com funções fotoreceptoras (Purschke & Muller 1996) A língua também está ausente na faringe ventral. O tronco com uma banda ciliar ventral e dois lobos adesivos pigidiais. Parapódios ausentes. *Protodriloides chaetifer* Remane, 1926 apresenta uma única cerda em forma de gancho, bidentado enquanto *Protodriloides symbioticus* Giard, 1904, não apresenta cerdas de qualquer tipo (Jouin 1966; Westheide 2008; Purschke & Muller 1996; Worsaae & Kristensen 2005).

Protodriloidídeos são dióicos e apresentam pseudocopulação. Nas fêmeas ocorre a formação de casulos com ovos vitelínicos produzidos por glândulas epidermais em uma região fertilizada diretamente pelos machos. Os machos possuem espermatozóides esféricos e sem flagelos. Os casulos com os ovos já fertilizados são depositados nos grãos de areia, onde podem permanecer de 10 a 20 dias até eclodirem uma forma juvenil (Westheide 2008).



## **Filogenia e sistemática**

A família tem apenas duas espécies, *Protodriloides chaetifer* e *Protodriloides symbioticus*. As duas foram inicialmente referidas ao gênero *Protodrilus* (Protodrilidae). Jouin (1966) reconheceu diferenças morfológicas na estrutura dos seus palpos, na sua biologia reprodutiva e no desenvolvimento larval, estabelecendo o gênero *Protodriloides*. Purschke & Jouin (1988) mostraram que a ultraestrutura da faringe ventral de *Protodriloides* é homóloga à da faringe ventral de *Protodrilus*, *Parenterodrilus* e *Saccocirrus*. Porém, a falta da suposta língua na faringe ventral, os palpos parecendo extensões do prostômio e sem um canal central, a retenção ventral da ciliação larval, espermatozóides sem flagelo, ovos vitelínicos grandes depositados em casulos, a fertilização externa e o desenvolvimento direto de larva bêntica, deram suporte filogenético para que esses autores estabelecessem a família Protodriloidae. Posteriormente Fauchald & Rouse (1997) renomearam a família como Protodriloididae. Mais detalhes sobre a posição filogenética dentro dos Polychaeta são fornecidos no capítulo desta tese que aborda especificamente a família Protodrilidae.

Em Roscoff (França), no mesmo local de coleta e em diferentes épocas do ano *P. chaetifer* podem apresentar diferenças de tamanho, no número de segmentos e também de coloração (Jouin 1966). Wieser (1957) registrou diferenças nos pigídios dos animais coletados em Seattle quando comparados aos do tipo descrito por Remane (1925). Subestimar esta variabilidade tornou-se um hábito na descrição das espécies do gênero, provavelmente pelo fato de processos de regeneração serem muito comuns nas famílias intersticiais (Westheide 2008).

## **Ocorrência e aspectos ecológicos**

Há poucos estudos ecológicos sobre protodriloidídeos. Sua proximidade filogenética com os protodrilídeos sugere hábitos alimentares similares. Assim como a grande maioria dos poliquetas que habitam os espaços intersticiais, estes animais dependem da secreção de produtos de adesão por glândulas ao longo do corpo e pigídio. Da mesma forma que os

protodrilídeos, os protodriloidídeos usam uma banda de ciliação ventral para rastejar sobre os grãos de sedimento (Westheide 2008).

P.J.P Santos (dados não publicados) reportou uma espécie de *Protodriloides* para a Praia Vermelha no Rio de Janeiro e a ocorrência de *P. chaetifer* em praias do litoral sul do Rio Grande do Sul em areia fina a média (diâmetro médio de 0,2 a 0,25 mm) no mediolitoral inferior. Di Domenico et al. (2009) registraram *P. chaetifer* em regiões de meso- e infralitoral nas praias de Estaleiro, Ilhota e Navegantes em Santa Catarina, e no Balneário Nereidas e Praia Mansa no Paraná. Brasil (2010) registrou *P. chaetifer* em elevadas abundâncias na praia do Forno, Niterói, Rio de Janeiro. *Protodriloides symbioticus* é restrita a costa do Mar do Norte, País de Gales (Boaden 1963).

### **Gênero *Protodriloides* Jouin, 1966**

#### ***Protodriloides chaetifer* (Remane, 1926)**

*Protodrilus chaetifer* Remane, 1926; Remane 1932; Fauvel 1927; Wieser 1957; Jouin 1962; Renaud-Debsyer & Salvat 1963; Boaden 1963; Bellan 1964; Westheide 1966; Schmidt 1969

Figura 26

Material examinado – 20 espécimes montados em lâminas permanentes (ZMUC-Pol – XXXX-XXXX). Mesolitoral da Praia Mansa (25°50'53,7"S, 48°32'31,8"O), Paraná; Sublitoral superior, zona de arrebentação da Praia da Ilhota (27°04'19,4"S, 48°35'39,6"O) e Praia de Navegantes (26°52'49,9"S, 48°38'20,5"O). Espécimes adicionais serão depositados no Museu de Zoologia da UNICAMP, a partir de material exportado para a Dinamarca (CITES No. 11BR006911/DF), aguardando a aprovação da solicitação de re-importação para o Brasil.

Descrição – Corpo segmentado por constricções pouco aparentes; primeiro segmento mais curto do que os seguintes. Palpos com até 430 µm de comprimento, atingindo pelo menos o nível do bulbo faríngeo. Indivíduos

medidos entre 8-15 mm de comprimento e 0,1-0,2 mm de diâmetro. Ciliação na parte dorsal preoral de protômio. Ciliação ventral em quase toda área da região posterior da boca; banda ciliar medio-ventral. Primeiro segmento com cílios sensoriais em uma pequena papila dorsolateral em cada lado e sem cerdas. A partir do segundo segmento presença de dois pares de ganchos emergindo posterior ao meio do segmento com um tufo posterior de cílios (Figura 28). Ganchos com 35-40  $\mu$ m de comprimento, sigmóides e bífidos como em oligoquetas tubificídeos. Lobos anais arredondados, ligeiramente maiores do que na parte mais posterior do corpo, com banda ventral subterminal de aberturas de glândula adesivas.

Discussão – Estudos moleculares e refinamentos na interpretação morfológica são ainda necessários para avaliar o presumido cosmopolitismo desta espécie, que merece revisão. Inúmeros indivíduos coletados durante o presente trabalho não puderam ser analisados devidos a erros na fixação que utilizou anestésicos hipersalinos para estes animais (ver habitat e notas), provocando a perda de cílios e cerdas e o rompimento do corpo.

Habitat - Areia média, fina e grossa, mesolitoral e sublitoral, agrupados em grande densidades. Praia Vermelha no Rio de Janeiro, em sedimento de areia fina a média (diâmetro médio de 0,2 a 0,25 mm) no mediolitoral inferior. Ambos os autores registraram elevadas abundâncias fortemente correlacionadas com maiores teores de clorofila *a*. Normalmente são encontrados em salinidades baixas, como na Praia Mansa (salinidade 25), podendo ocorrer até em salinidade 18 (Westheide 2008).

Distribuição – Costa da Bélgica, Groenlândia ocidental, Mar da Irlanda, Golfo de Maine, Roscoff (França), no Atlântico Norte e Mar Mediterrâneo. Litoral do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná e Rio de Janeiro, Brasil, no Atlântico Sul; Panamá, Norte do Oceano Pacífico; Índia, Costa tropical do Oceano Índico.

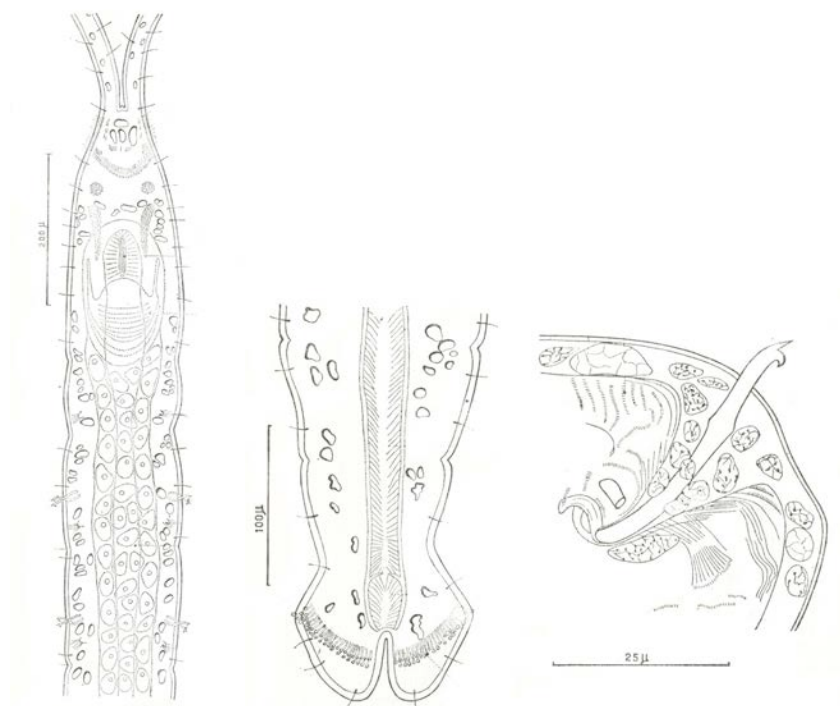


Figura 26. *Protodriloides chaetifer*, região anterior, pigídio, cerda em forma de gancho. Modificado de Jouin (1966).

Psammodrillidae é um pequeno grupo de vermes cilíndricos que contem cinco espécies nominais de *Psammodrillus*. Todos vivem entre grãos de areia, sendo portanto reconhecidos como táxons intersticiais.

### ***Morfologia e biologia***

Corpo dividido em três regiões:

(1) região da cabeça. Compreende um prostômio e um peristômio. Prostômio alongado, arredondado, ciliado e não possui apêndices ou olhos. Um órgão apical sensorial composto por um tufo de cílios está presente. *Psammodrillus aedificator* tem dois pares de feosomas (=manchas ocelares) (Kristensen & Nørrevang 1982). Celomas com sacos diafragmáticos prostomiais. Anel de longos cílios entre o prostômio e o peristômio que aparentemente é a prototroca larval (Swedmark 1955). Peristômio é ciliado e em forma um anel. Boca com um aparato faringeal posterior simples ou complexo. O aparato faringeal complexo de sucção compreende um diafragma muscular em um anel de células colar epidérmicas. A faringe simples apresenta células colar não ciliadas limitadas em duas áreas laterais, ou completamente ausentes. O anel presente nos aparatos faringeais mais complexos não é ciliado e tem uma aparência 'enrugada' devido às suas células colar epidérmicas incomuns. Kristensen & Nørrevang (1982) sugeriram que o colar pode ser o primeiro segmento, mas de fato parece ser a parte posterior do peristômio (Worsaae & Sterrer 2006);

(2) região do tórax. Três a seis pares de cirros dorsais com acículas flexíveis. Kristensen & Nørrevang (1982) estudaram a ultra-estrutura das acículas e notaram algumas diferenças em relação às setas de outros poliquetas. Não há neuropódios. As cerdas estão associadas com os notopódios da região torácica;

(3) região abdominal. Um a dezesseis unicini sigmoidais ventro-laterais por parapódio e um pigídio com ânus terminal dorsal contendo cirrus sensoriais. Os unicini têm um pequeno número de dentes, comparados à

‘barba’ que circunda os dentes dos unicini encontrados em Arenicolidae e Maldanidae (Bartolomaeus 1995; 1997/98). Com exceção da região do colar, a maior parte do corpo é coberta por cílios curtos. Pode haver um anel de cílios mais longos em torno de cada segmento. Metanefrídeos quando presentes são bem desenvolvidos ou reduzidos.

Psammodrilidae são gonocóricos e hermafroditas com desenvolvimento direto.

### **Filogenia e sistemática**

Os Psammodrilidae compreendem apenas cinco espécies descritas. *Psammodrilus aedificator* Kristensen & Nørrevang, 1982 alcança até 8 mm de comprimento, *Psammodrilus balanoglossoides* Swedmark, 1952 até 6 mm, *Psammodrilus moebjergi* Worsaae & Sterrer, 2006 até 2,2 mm, *Psammodrilus swedmarki* Worsaae & Sterrer, 2006 até 1,6 mm e *Psammodrilus fauveli* (Swedmark, 1958) até 1 mm. São transparentes, com pigmentação marrom ou marrom-avermelhada em torno do trato digestivo em *Psammodrilus balanoglossoides* e *Psammodrilus fauveli*. Vivem livremente ou em tubos. *Psammodrilus aedificator* constrói ‘casas’ de grãos de areia (Kristensen & Nørrevang, 1982). A grande variação no comprimento total do corpo entre as espécies desta família pode se mostrar essencial para o entendimento dos processos de miniaturização, progênese e neotenia (K. Worsaae, observação pessoal)

A posição de Psammodrilidae em Annelida permanece enigmática. *Psammodrilus balanoglossoides* foi descrita por Swedmark (1952) em Roscoff, na França, que a colocou em uma nova família, Psammodrilidae. Rouse & Fauchald (1997) trataram Psammodrilidae como *incertae sedis* dentro de Polychaeta e esta diretriz é seguida aqui. Swedmark (1955) publicou uma descrição detalhada deste táxon e descreveu *Psammodriloides fauveli*, na costa da França (Swedmark 1958). Swedmark (1958) argumentou que *Psammodriloides fauveli* era derivado em relação à *Psammodrilus balanoglossoides*. Kristensen & Nørrevang (1982) reconheceram *Psammodrilus aedificator* como uma ‘ligação’ entre *Psammodrilus* e *Psammodriloides* e como uma parente neotênica. Posteriormente

*Psammodriloidea* foi sinonimizado com *Psammodrillus* por Worsaae & Sterrer (2006) com a descoberta de dois novos táxons, *Psammodrillus moebjergii* e *Psammodrillus swedmarki*, que apresentaram características morfológicas de ambos os gêneros. Com a ausência de apomorfias para *Psammodriloidea*, o gênero não pode ser diagnosticado exceto pela combinação de um pequeno número de caracteres com menor desenvolvimento, conceituada como pedomorfia (Worsaae & Sterrer, 2006). Swedmark (1955) reconheceu Psammodrillidae como parte do agora inexistente táxon de poliquetas Sedentaria, mas não pôde agrupá-los com nenhum outro táxon daquele grupo. Dales (1962) considerou a faringe de Psammodrillidae como diferente daquelas de qualquer outro grupo de poliquetas e colocou este táxon em sua própria ordem, Psammodrillida. Esta posição isolada foi seguida em outras publicações subsequentes (e.g. Fauchald 1977). Bartolomaeus & Meyer (1997), Bartolomaeus (1995) e Bartolomaeus et al. (2005) estudaram a ultra-estrutura dos ganchos em *Psammodrillus balanoglossoides* e Arenicolidae. Propuseram que Psammodrillidae é grupo irmão de um clado formado por Arenicolidae e Maldanidae, baseados na presença de bárbulas e ultraestrutura similar dos uncini abdominais destes últimos.

### **Ocorrência e aspectos ecológicos**

Psammodrillidae só foram registrados em algumas poucas localidades, principalmente na Europa, mas não há dúvidas de que espécies novas deste interessante táxon serão descobertas ao redor do globo. Até o momento todos os psammodriloídeos conhecidos foram descritos no hemisfério norte.

*Psammodrillus balanoglossoides* foi registrado em areias de águas marinhas rasas na Europa e EUA Norte-oriental (Swedmark 1955; Hobson 1971; Kristensen & Nørrevang 1982; Meyer & Bartolomaeus 1997), com um registro de *Psammodrillus* cf. *balanoglossoides* por Riser (1984) em uma praia da Nova Zelândia. Os outros Psammodrillidae descritos até hoje foram apenas registrados nas suas localidades originais - *Psammodrillus aedificator* em águas rasas da Groenlândia ocidental (Kristensen & Nørrevang 1982) e *Psammodrillus fauveli* na costa da França em profundidades de 15-50m

(Swedmark 1958). *Psammodrillus moebjergi* (Figura 27) e *Psammodrillus swedmarki* foram registrados entre as profundidades de 1-17 m no entorno de Bermuda, no Atlântico Noroeste (Worssae & Sterrer 2006). Psammodrillidae ingerem diatomáceas bênticas sugando-as ou raspando-as do sedimento (Swedmark 1955; 1958; Kristensen & Nørrevang 1982). Virtualmente nada é conhecido sobre a dinâmica de populações ou história natural de Psammodrillidae, apesar de Swedmark (1955) ter discutido o tipo de ambiente em que *Psammodrillus balanoglossoides* é encontrado.

Enquanto *Psammodrillus fauveli*, *Psammodrillus moebjergi* e *Psammodrillus swedmarki* aparentemente são de vida livre, movendo-se sobre seus cílios, *Psammodrillus balanoglossoides* é semi-séssil e vive em um tubo de muco e grãos de areia, apesar de também poder se locomover pelo entorno. *Psammodrillus aedificator*, por outro lado, aparenta estar restrito a uma ‘casa’ cônica, aberta no topo, feita de grãos de areia (Kristensen & Nørrevang 1982).



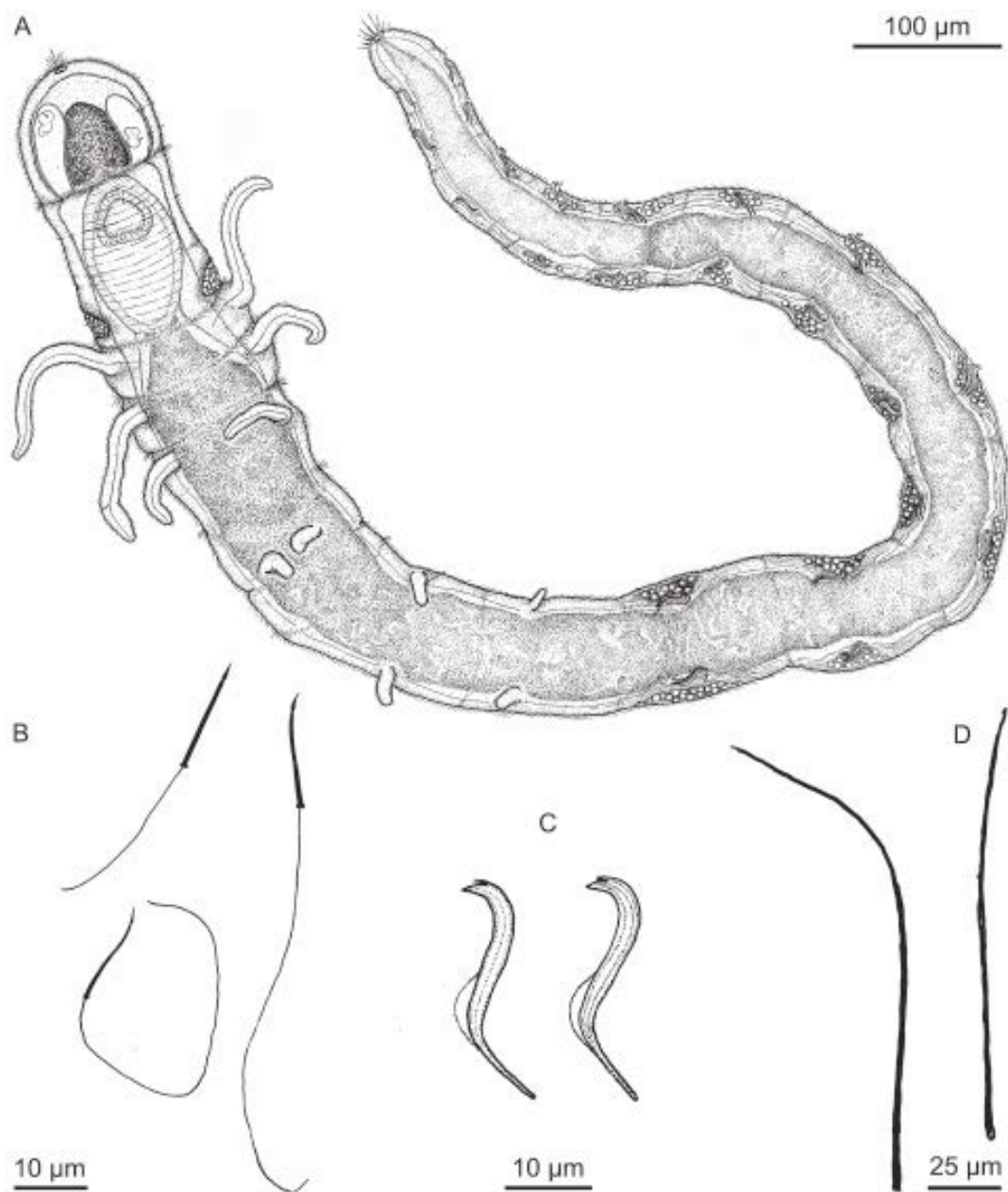


Figura 27. *Psammodrillus moebjergi*. (A) Visão dorsal de um hermafrodita. (B) Espermatozóide. (C) Uncini. (D) Acícula. Modificado de Worsaae & Sterrer (2006).

## **Saccocirridae Czerniavsky, 1881**

---

Os saccocirrídeos apresentam corpo alongado e esbelto, com dois palpos, e numerosos segmentos. São reportados nos espaços intersticiais de sedimentos médios e grossos, desde regiões intermareais até regiões submareais.

### ***Morfologia e biologia***

Membros da família Saccocirridae medem até 30 mm de comprimento para até 200 segmentos. Dois palpos longos com canais centrais conectados atrás do cérebro por ampolas basais. Dois órgãos nucais e dois ocelos geralmente presentes no prostômio que associado a uma longa região bucal sem cerdas ( $\approx$  peristômio) compõe a cabeça. A faringe ventral com suposta língua muscular. Gônadas presentes em um ou ambos os lados do corpo. Pequenos parapódios cilíndricos retráteis, com um feixe de cerdas simples de diferentes tipos. Pigídio bilobado com estruturas adesivas (Westheide 2008; Purschke & Jouin 1988; Brown 1981).

Saccocirrídeos são dióicos, com fecundação interna, desenvolvimento indireto, larvas trocóforas planctotróficas ou lecitotróficas (ver Uchida & Okuda 1953), tempo de vida de um ano, com eventos reprodutivos sazonais presumidamente sincronizados com as variações de maré (Sasaki & Brown 1983; Westheide 2008; Giangrande 1997). Possuem um sistema reprodutivo complexo. A fêmea tem segmentos férteis na região mediana do corpo que podem chegar até 100 segmentos. Cada segmento fértil tem seu próprio sistema reprodutivo com estruturas genitais emparelhadas ou não, compreendendo uma gônada e duto gonadal. Machos apresentam pênis protráteis e as fêmeas espermatecas (Brown 1981). Entretanto, mesmo assumindo a fecundação interna para estas espécies, a transferência de esperma ainda não foi observada.

### **Filogenia e sistemática**

A família consiste de 23 espécies nominais (Tabela 1) incluídas em um único gênero, *Saccocirrus* Bobretzky, 1871. Com apenas o gênero *Saccocirrus* descrito até o momento, a monofilia da família Saccocirridae dentro da Ordem Protodrilida é suportada pela presença de um pequeno prostômio com dois palpos longos com canais centrais e ampola basal, pequenos parapódios e a presença de cerdas simples (Purschke & Jouin 1988). Brown (1981) estudou a distribuição geográfica das espécies de *Saccocirrus*, e apresentou a mais recente revisão sistemática da família, separando o gênero em dois grupos com distintas características. Um grupo de onze espécies chamado “*krusadensis*” apresenta gônadas unilaterais, ciliação ventral, faringe muscular sempre presente, cerdas mais longas fortemente bífidas e com maior número de registros na região do Indo-Pacífico, O grupo “*papillocercus*” tem doze espécies, com ampla distribuição mundial, gônadas em ambos os lados do corpo e ausência de faringe, em alguns casos (ver Jouin & Gambi 2007). Uma análise filogenética de Purschke & Jouin (1988) usando os mesmos caracteres propostos por Brown (1981) sustentou a monofilia dos dois grupos. Detalhes sobre a posição filogenética da família dentro de Polychaeta foram discutidos anteriormente nas seções correspondentes às famílias Polygordiidae, Protodrilidae e Protodriloididae.

### **Ocorrência e aspectos ecológicos**

A maioria das espécies deste gênero foi registrada em ambientes praias intermareais até a zona de surfe, em sedimentos médios e grossos (Du Bois-Reymond Marcus 1946; 1948; Westheide 2008; Villora-Moreno et al. 1991; 1997). Esses poliquetas se agarram aos grãos ou conchas com seus apêndices caudais e sua epiderme pegajosa, devido à presença de glândulas adesivas ao longo do corpo e da cauda (Du Bois-Reymond Marcus 1946; 1948; Westheide 2008). A presença de sedimentos grossos e fragmentos de conchas é indispensável para a manutenção funcional e reprodutiva dessas espécies, principalmente em ambientes de alta hidrodinâmica. Fauchald &

Jumars (1979) classificaram os saccocirrídeos como comedores de depósito, ou herbívoros, móveis e sem mandíbulas. Brown (1981) considerou carnívoras as espécies que não apresentam ciliação ventral e se alimentam de copépodos, como *S. gabriellae* e *S. pussicus* (Du Bois-Reymond Marcus 1946; 1948). Du Bois-Reymond Marcus (1946) alimentava espécimes de *Saccocirrus gabriellae* mantidas em laboratório com diatomáceas e pedaços de *Enteromorpha*. A alimentação de *S. pussicus* consiste de diatomáceas, copépodos e detritos (Du Bois-Reymond Marcus 1948).

No Brasil, foram descritas as espécies *Saccocirrus gabriellae* Du Bois-Reymond Marcus, 1946 e *S. pussicus* Du Bois-Reymond Marcus, 1948. *Saccocirrus pussicus* foi registrado em uma região do mesolitoral com sedimentos médios a grossos em uma praia da ilha de São Sebastião (SP). Outros trabalhos registraram espécies de *Saccocirrus* em diversas praias do Paraná e Santa Catarina (Di Domenico et al. 2009) e Rio de Janeiro (Brasil, 2010). Adicionalmente incluímos neste trabalho uma nova espécie de *Saccocirrus*.

### **Gênero *Saccocirrus* Bobretzky, 1871**

#### ***Saccocirrus gabriellae* Du Bois-Reymond Marcus, 1946**

Figuras 28-30

Material tipo – Um espécime macho montado em lâmina permanente, (ZMUC-Pol XXXXX), Praia do Cabelo Gordo (23°49'43,9"S, 45°25'22,9"O), São Sebastião, São Paulo, Brasil. 10 espécimes montados lâminas (ZMUC-Pol, XXX-XXX) e cinco espécimes para MEV (ZMUC-Pol, XXX-XXX). Espécimes adicionais serão depositados no Museu de Zoologia da UNICAMP, a partir de material exportado para a Dinamarca (CITES No. 11BR006911/DF), aguardando a aprovação da solicitação de re-importação para o Brasil.

Material adicional: 10 lâminas permanentes montadas (ZMUC-Pol, XXX-XXX) e 3 espécimes para MEV (ZMUC-Pol, XXX-XXX), Enseada de Zimbros

(27°12'04,27"S, 48°29'57,32"O), Santa Catarina, Brasil e 5 espécimes de MEV (ZMUC-Pol, XXX-XXX), Ilha do Farol na Praia Mansa (25°51'01,8"S, 48°32'11,6"O), Matinhos, Paraná, Brasil.

Descrição *sensu* Du Bois-Reymond Marcus, 1946 - *Saccocirrus gabriellae* (Figura 28-30) foi registrada em sedimentos grossos no fundo de uma poça de maré de um costão rochoso em Guarujá (SP). *Saccocirrus gabriellae* mede até 30 mm de comprimento e 0,4 mm de diâmetro, para 70 a 160 segmentos. As gônadas estão presentes em um único lado do corpo. Há a presença de faringe. Parapódios apresentam feixes de mais de 9 cerdas de três diferentes tipos.

Descrição - 30 animais analisados. A região da boca apresenta duas regiões ciliadas que cobrem os dois lados (visíveis somente com MEV, Figura 30C) Os indivíduos analisados apresentaram três tipos de cerdas parapodiais: uma ou duas cerdas longas e finas (capilares) com a extremidade em forma de lira com um dente entre as duas extremidades (visíveis somente com MEV, Figura 30I); duas ou três cerdas espinhosas bífidas (adota-se aqui esta terminologia para o termo inglês "*bifid spine*"), que são robustas (espinhosa), com um ápice bífido, dividido em duas partes iguais e mais dois a três dentes em cada uma das extremidades; uma ou duas cerdas curtas e finas, com um ápice reto e dentes em uma das pontas (Figura 30E-I).

Discussão - Du Bois-Reymond Marcus (1946) considerou a maioria dos caracteres diagnósticos de *S. gabriellae*, mas faltavam informações da ciliação ventral no entorno da boca e das cerdas. Du Bois-Reymond Marcus (1946), quando mencionou a presença de ciliação bucal, se referiu somente a cílios na 'fenda bucal' (página 3). No entanto, não se referiu às bandas ciliares ventrais no entorno da boca, visível somente com MEV. A autora não fez menção ao dente da cerda capilar lirada e aos dentes nas extremidades das cerdas espinhosas bífidas, provavelmente por serem estruturas muito pequenas e de difícil visualização sob microscopia ótica.

Habitat – Mesolitoral, fundos de areia grossa em poças de maré de substrato rochoso

Distribuição – Praia do Cabelo Gordo, São Sebastião, São Paulo; Praia Mansa, Matinhos, Paraná; Enseada de Zimbros, Bombinhas, Santa Catarina; Brasil, Atlântico sudoeste.

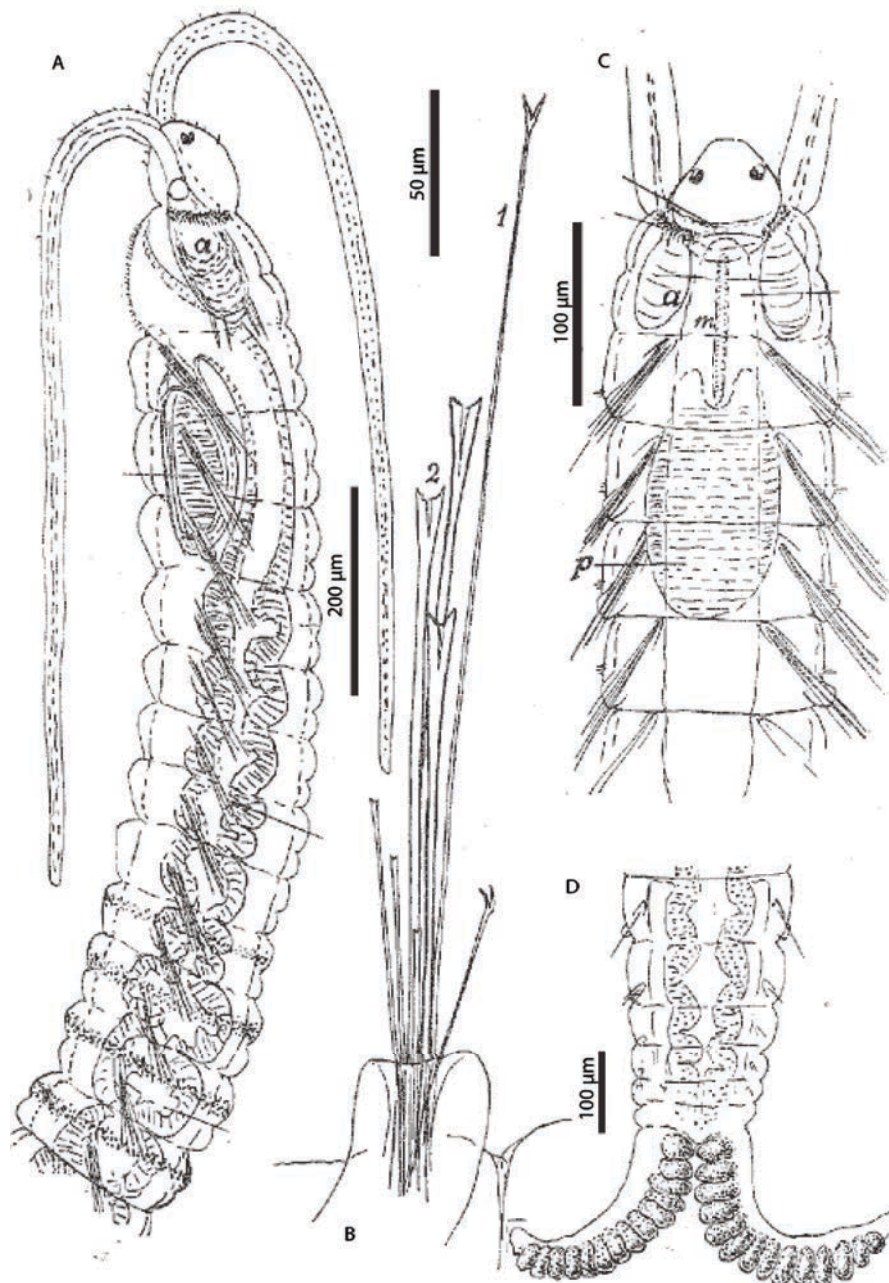


Figura 28. *Saccocirrus gabriellae*, (A e C) região anterior, (B) cerdas, (D) pigídio. Ilustrações modificadas de Du Bois-Reymond Marcus (1948).



Figura 29. *Saccocirrus gabriellae* (sob microscopia ótica) (A) vista dorsal da região anterior de um indivíduo adulto vivo indicando palpos (pa), canal interno do palpo (ic), prostômio (pr), boca (mo), setígero 1 (se1), bulbo faringeal (ph) e esôfago (es) (B) vista interna do bulbo faringeal indicando tufo ciliar associado ao parapódio (sct) (C) região anterior, vista lateral, (D) vista da cerda maior (ls) do parapódio (pp), (E) vista ventral do pigídio indicando lobo pigidial (pyl) e papilas pigidiaes (pp) e (F) vista lateral da farínge indicando a abertura anterior do esôfago (aog).



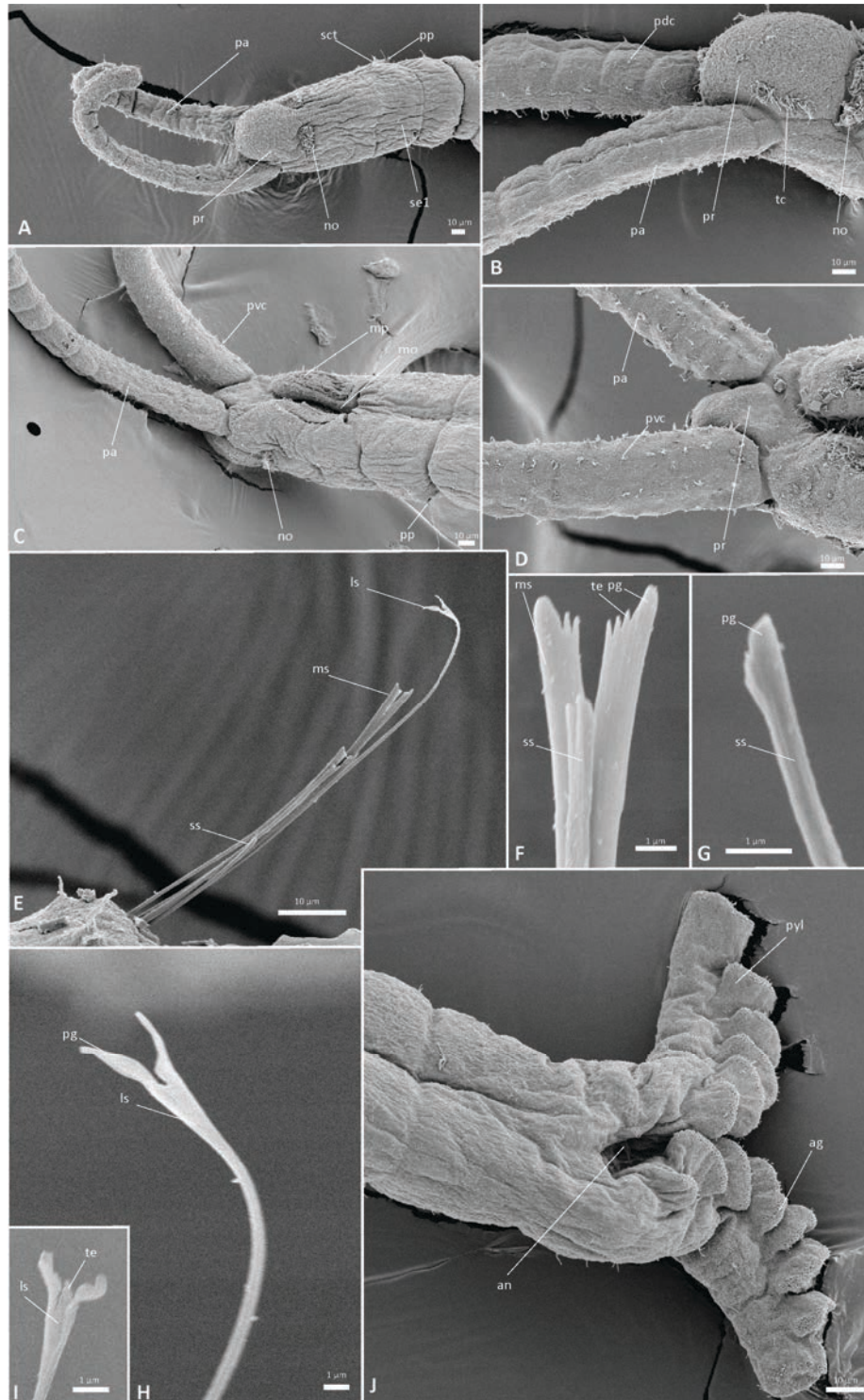


Figura 30. *Saccocirrus gabriellae* (MEV). (A) vista dorsal da região anterior indicando palpos (pa), prostômio (pr), tufo ciliar associado ao parapódio (sct), setífero 1 (se1), parapódio (pp) e órgão nuchal (no); (B) vista dorso-lateral da região anterior indicando ciliação do palpo (pdc) e ciliação transversal do prostômio; (C) região anterior, vista ventral indicando ciliação ventral do palpo (pvc) e ciliação no entorno da boca (mp); (D) vista anterior ventral ampliada da inserção dos palpos; (E) vista do parapódio indicando as cerdas longas (ls), médias (ms) e curtas (ss); (F) cerda média (bífida espinhosa) indicando dentes (te) e um dos lados da cerda (pg); (G) cerda curta; (H-I) cerda longa capilar em forma de lira indicando a presença de um dente (te); (J) vista ventral do pigídio indicando lobo pigidial (pyl) glândulas adesivas (ag) e ânus (an).



***Saccocirrus pussicus* Du Bois-Reymond Marcus, 1946**

Figura 31

Descrição - *Saccocirrus pussicus* atinge 30 mm de comprimento e quase 0,4 mm de diâmetro, para até 120 segmentos. As gônadas estão presentes nos dois lados do corpo, a faringe ocupa o segundo e terceiro segmento e os parapódios apresentam feixes de 5 a 7 cerdas de dois tipos apenas, com ausência de capilares longos. O pigídio tem até 10 papilas.

Distribuição – Ilha de São Sebastião, Ilhabela, São Paulo, Brasil, Atlântico sudoeste.

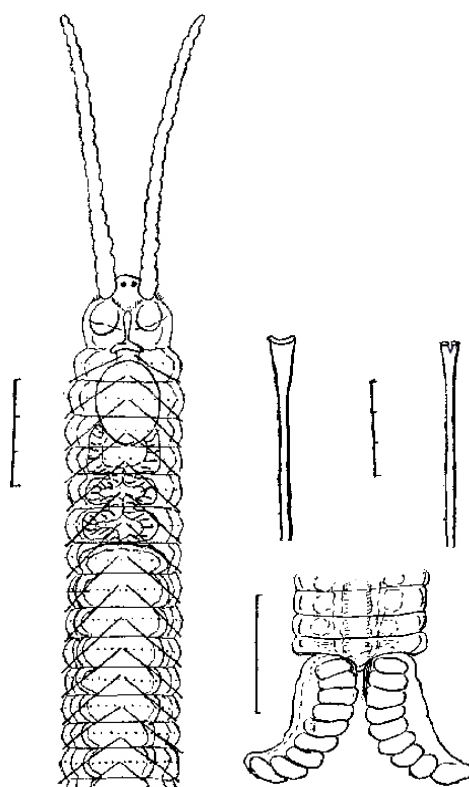


Figura 31. *Saccocirrus pussicus*, região anterior, cerdas simples, pigídio. Ilustrações retiradas de Marcus (1948).

***Saccocirrus* sp. nov. 1**

Figuras 32-34, Tabela 4-5

Holótipo: Fêmea (Lâmina montada ZMUC-Pol XXXX), Barra Velha (26°38'09"S 48°41'04"O), Santa Catarina. Praia exposta em uma laguna barreira. Parátipos: três espécimes em MEV e 56 lâminas montadas de Barra Velha e praia do Estaleirinho (27°02'59"S 48°35'12"O) e Estaleiro (27°01'49"S 48°34'48"O), Balneário Camboriú, no Estado de Santa Catarina, litoral sul do Brasil. Parátipos adicionais serão depositados no Museu de Zoologia da UNICAMP, a partir de material exportado para a Dinamarca (CITES No. 11BR006911/DF), aguardando a aprovação da solicitação de re-importação para o Brasil.),

Material adicional: Praias expostas reflectivas, Ilhota (27°04'19,4"S, 48°35'39,6"O), Itapema, Santa Catarina; Feiticeira (23°50'43.8"S, 45°24'32.9"O), Ilhabela; Toque-toque (23°51'04"S 45°29'27" O), São Sebastião, São Paulo; Recreio do Bandeirantes (23°01'46,1"S 43°27'57"O), Barra da Tijuca (23°00'51"S 43°22'23"O), Leme (22°57'51,4"S 43°10'01"O), Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Litoral sul e sudeste do Brasil. Material não depositado, analisados vivos e fixados em etanol 100% para extração do DNA.

Diagnose - Animais de coloração amarelo-marrom transparente (Figura 33A). Espécimes de 40-80 segmentos, além de cerca de sete pequenos segmentos aquetos na área pré-pigidial, medindo menos de 14 mm de comprimento e 310 µm de largura. Dois pequenos olhos prostomiais. Parapódios com três tipos de cerdas: uma longa bifurcada simetricamente, duas ou três cerdas medianas espinhosas, terminando em um ápice em forma de remo com vários (cerca de 4) dentes diminutos e duas ou três cerdas curtas e lisas. Dois lóbulos pigidiais, cada um com 1-3 papilas adesivas ventrais e transversais. Fêmeas com ovários bilaterais nos setígeros 19 a 50 (de um total de 78 segmentos). Quatro ou seis ovócitos

grandes (130  $\mu\text{m}$  de diâmetro) e maduros por segmento (Figura 35G). Nenhuma espermateca. Machos com vesícula seminal bilateral (500  $\mu\text{m}$  a mais longa) dos setígeros 21 ao 40 (de um total de 70 segmentos). presente nas cavidades celômica.

Descrição - 57 animais foram analisados e medidos, incluindo 10 fêmeas, 10 machos e 37 juvenis. O corpo é longo, robusto e amarelo-marrom translúcido, 6 mm (2-14 mm) de comprimento e 290  $\mu\text{m}$  de largura (100-310  $\mu\text{m}$ ) (Figura 32B). 63 (sessenta e três) segmentos setígeros no maior espécime coletado, além de cerca de 7 pequenos segmentos sem cerda na área pré-pigidial. Dois pequenos olhos castanho-avermelhados na parte dorsal anterior do prostômio, cada um com 20  $\mu\text{m}$  de diâmetro. Dois órgãos nucais dorsais ciliadas no limite entre prostômio e peristômio e uma área ciliada, pouco atrás do órgão nuchal. Dois palpos longos, 1 mm (0,39-1,2 mm) de comprimento, atingindo o sexto segmento setígero, com tufo aleatórios laterais, dorsais e ventrais (Figura 33A-B). Duas ampolas tentaculares ovais, se estendendo até a parte posterior do peristômio.

Boca delimitada por dois lábios laterais e um lábio posterior localizada no primeiro segmento aqueto (= peristômio). Poucos cílios epidérmicos ventrais na área peribucal detectados apenas em MEV (Figura 34B). Sem bulbo muscular faríngeo (Figura 33C). Esôfago glandular posterior à boca estende-se até o terceiro segmento setígero. Lobos pigidiais adesivos bem reduzidos com 1-3 papilas adesivas ventrais cada um (Figura 33H, 34D). Apresentam parapódios com um único ramo do primeiro segmento pós-cefálico até o final do corpo, exceto nos últimos sete segmentos pré-pigidiais.

Três tipos de cerdas em cada parapódio: 1 ou 2 cerdas longas e finas com a extremidade (largura 2,5  $\mu\text{m}$ ) dividida em dois pinos curtos (visíveis somente com MEV); duas ou três cerdas medianas espinhosas robustas (largura 3  $\mu\text{m}$ ), com um ápice bífido dividido em duas partes iguais e mais quatro dentes entre as extremidades, e 1-2 cerdas curtas e finas, com um ápice reto. Cerda longa 1,5x mais do que a cerda média (Figura 34E-H).

Fêmea sexualmente madura - Foram examinadas nove fêmeas coletadas na praia de Barra Velha em fevereiro de 2010. Uma fêmea,

desprovida de ovos, foi analisada na Praia do Estaleiro em outubro de 2010,. Fêmeas com cerca de 6 mm de comprimento total (5-9 mm). A região fértil se estende dos setígeros 19 (20) a 40 (29), para um total de 78 segmentos (Figura 32C-D). Os ovócitos maduros estão localizados nos dois lados do trato digestivo e há 5-6 ovócitos maduros por segmento, alcançando, na cavidade celomática, 140  $\mu$ m de diâmetro (Figura 33G). Espermateca ou espermatozóides não foram detectados na cavidade celomática.

Macho sexualmente maduro – Foram analisados oito indivíduos do sexo masculino coletados na praia de Barra Velha, em fevereiro de 2010. Dois indivíduos do sexo masculino foram analisados na praia do Estaleiro, em outubro de 2010. O corpo dos machos tinham 7 mm de comprimento (4-14 mm). A região fértil se estende dos setígeros 19 (21) a 40 (29) (para um total de 70 segmentos) (Figura 33A). A vesícula seminal está localizada em ambos os lados do trato digestivo com um pênis em forma de pinça, 500  $\mu$ m de comprimento e 80  $\mu$ m de largura (Figura 33E-F).

Juvenil - 37 juvenis coletados na praia de Barra Velha, Estaleiro e Estaleirinho entre fevereiro e outubro de 2010 foram examinados. O corpo dos juvenis possuíam de 3 mm de comprimento total (1-6 mm) (Figura 32A, C). 43 segmentos setígeros no maior juvenil coletado, além de sete segmentos sem cerdas na área pré-pigidial. Juvenis com canal alimentar contendo alguns detritos, grãos de areia e plástico. Juvenis de *S. sp. nov.* 1 ficam maduros a partir de 4 mm de comprimento total.

Notas - Estes animais, quando estressados ou perturbados, produzem um cheiro forte, semelhante ao que é produzido por *Protodrilus hypoleucus* Armenante, 1903 (ver Jouin 1970) e *Saccocirrus goodrichi* (Jouin & Gambi, 2007).

Discussão - O gênero *Saccocirrus* contém 23 espécies. Em onze das espécies, incluindo *Saccocirrus. sp. nov.* 1, as gônadas se desenvolvem em ambos os lados do intestino, enquanto que nas outras 12, o as gônadas dos macho e/ou as fêmeas se desenvolvem em apenas um lado. Em geral, o grupo "*papillocercus*", com gônadas bilaterais (ver Jouin & Gambi, 2007) não

têm faringe muscular, mancha ciliar ventral no entorno da boca, e possuem a cerda mais longa com pinos curtos, cerda média com uma ponta em forma de remo e são provavelmente, carnívoros. O outro grupo, chamado "*grupo krusadensis*", com gônadas unilaterais, tem uma faringe muscular, ciliação anterior ventral, cerda mais longa profundamente bífida lirada, cerda mediana com um entalhe mediano fundo, é detritívora, raspadoras de bactérias e diatomáceas e possuem uma distribuição preferencialmente Indo-Pacífica; este grupo compreende atualmente 12 espécies, incluindo *S. archboldi* e *S. goodrichi* (ver Brown 1980; Jouin & Gambi, 2007).

*Saccocirrus* sp. nov. 1 pertence ao "*grupo papillocercus*" e se distingue de *S. papillocercus* Bobretzky, 1871, revisado por Jouin & Gambi (2007), pelo menor número de segmentos, menor comprimento do corpo, menor número total de papilas pigídiais, menor número total de segmentos férteis, maior tamanho dos ovos e menor número de ovos por segmento. *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Tabela 4) é semelhante a *S. heterochaetus* (Jouin 1975), no tamanho e na morfologia externa. No entanto, as seguintes características distinguem de *S. heterochaetus* (ver Jouin 1975, Tabela 2): (1) ovos duas vezes maiores do que os de *S. heterochaetus*; (2) 6 ovos por segmento, e (3) sem ganchos e uncini, associados à região fértil em *S. heterochaetus* (Tabela 5).

Duas espécies, *S. gabriellae* Du Bois-Reymond Marcus, 1946 e *S. pussicus* Du Bois-Reymond Marcus, 1948 foram descritas para o litoral brasileiro. *S. gabriellae* está relacionada com o "*grupo krusadensis*". *S. pussicus*, relacionada com "*grupo papillocercus*", se distingue de *Saccocirrus* sp. nov. 1 pelas seguintes características: (1) a presença de faringe muscular; (2) maior número de segmentos; (3) comprimento do corpo maior; (4) 12 papilas pigídiais, e (5) no máximo 36 segmentos férteis (Tabela 5).

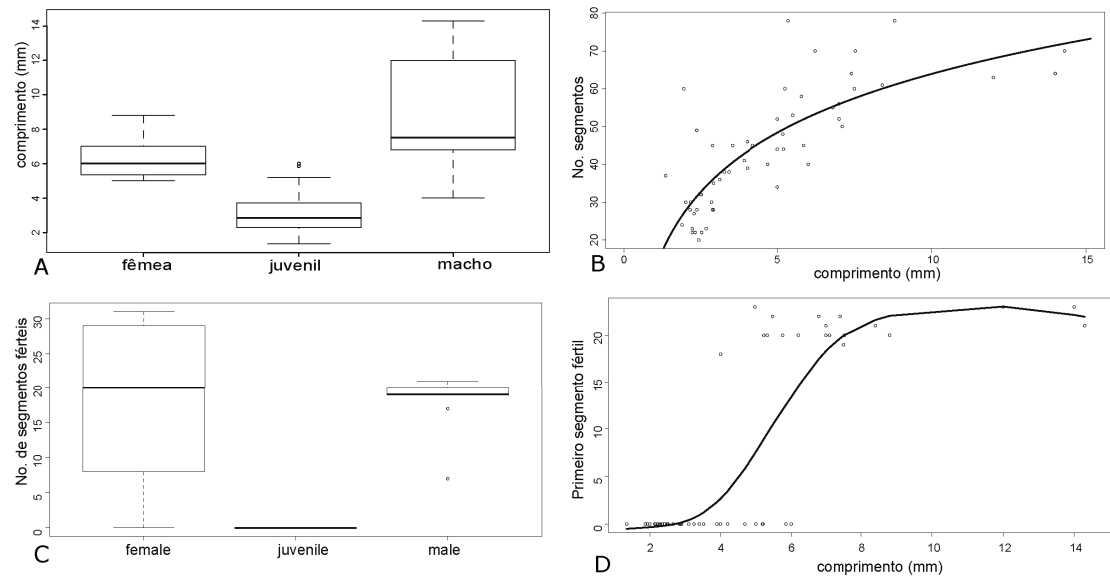


Figura 32. Relações morfométricas de *Saccocirrus* sp. nov. 1. (A) comprimento total médio (mm) de fêmeas, juvenis e machos; (B) Correlação entre número total de segmentos e comprimento total, (C) média do total de segmentos férteis entre fêmeas, juvenis e machos e (D) relação entre o comprimento do primeiro segmento fértil e o comprimento do corpo.

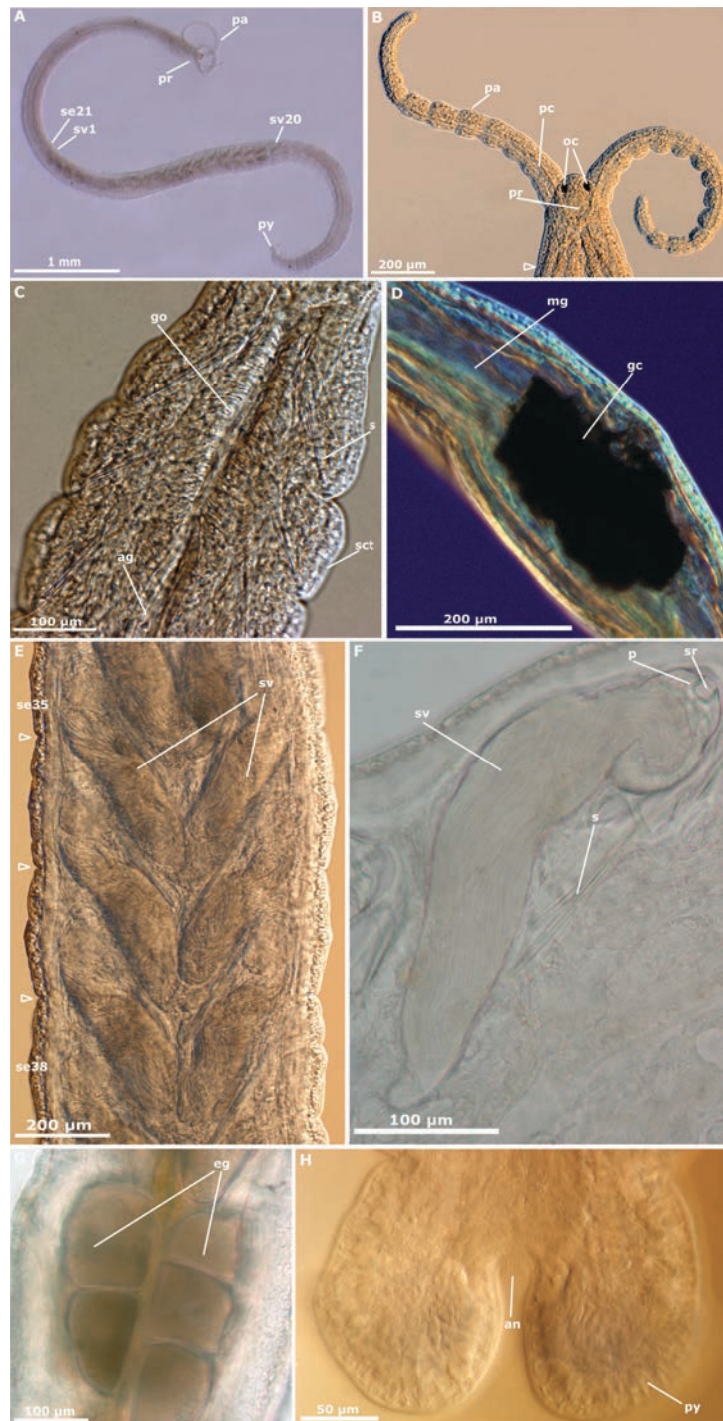


Figura 33. *Saccocirrus* sp. nov. 1 de Barra Velha (Santa Catarina, Brasil) (A) macho, corpo inteiro indicando palpos (pa), prostômio (pr), vigésimo primeiro setígero (se21) primeira vesícula seminal (sv1), vigésima vesícula seminal (sv20) e pigídio (py) (B) região anterior dorsal indicando o canal dos palpos (pc) e ocelos (oc) (C) esôfago indicando esôfago granular (go), região anterior do trato digestório (ag), cerda (s) e tufo ciliar seígero (sct) (D), presença de grãos no conteúdo estomacal de um juvenil (gc) e região media do trato digestório (mg) (E) vesículas seminais de um macho (sv), mostrando disposição bilateral e setígero (se35) (F) detalhes da vesícula seminal indicando o pênis (p) e as linhas de suporte (sr) (G) óvulos (eg) dispostos bilateralmente, (H) pigídio (py) e ânus (an).



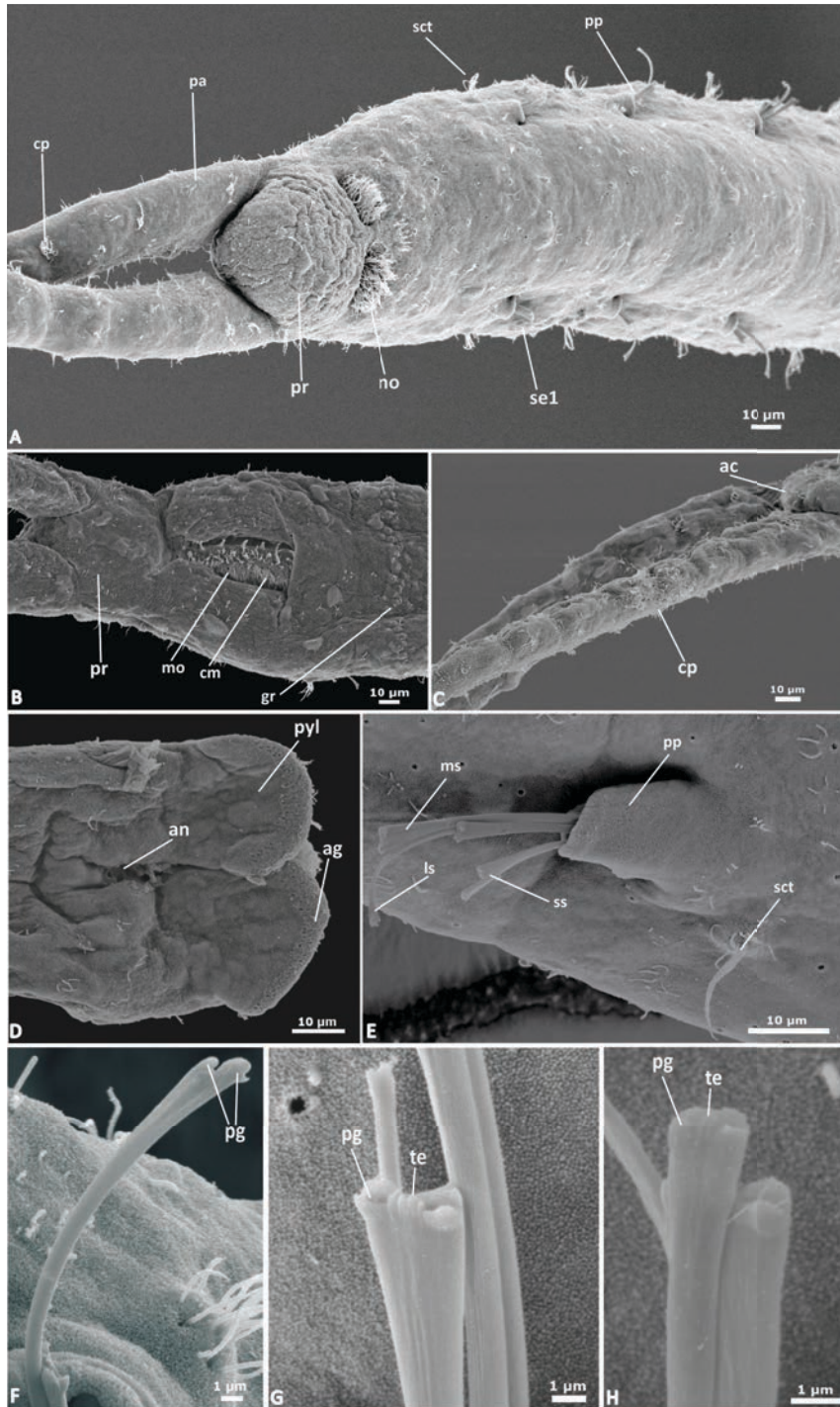


Figura 34. Imagens de MEV de *Saccocirrus* sp. nov. 1 de Barra Velha (Santa Catarina, Brasil) (A) vista dorsal da região anterior indicando palpos (pa), ciliação do palpo (cp), prostômio (pr), tufo ciliar associado ao parapódio (sct), setígero 1 (se1), parapódio (pp) e órgão nuchal (no); (B) região anterior, vista ventral indicando boca (mo), ciliação interna da boca (cm) e anéis granulares (gr); (C) vista dorso lateral da região anterior indicando ciliação do palpo (cp) e ciliação apical (ac); (D) vista ventral do pigídio indicando lobo pigidial (pyl) glândulas adesivas (ag) e anus (an); (E) Vista do parapódio indicando as cerdas longas (ls), média (ms) e curta (ss); (F) Cerdas longa capilar em forma de lira indicando os ápices em forma de remos (pg); (G) Cerdas média espinhosa indicando dentes (te) e um dos lados da cerda (pg); (H) Cerdas curta.



Tabela 04. Medidas de *Saccocirrus* sp. nov. 1. Holótipo, Média (Me), máximo (Max.), mínimo (Min), Número de indivíduos medidos (N), comprimento (Comp) e largura (Larg).

		Machos					Fêmeas					Juvenis		
	Holótipo	Me.	Max.	Min.	N.	Aver.	Max.	Min.	N.	Aver.		Max.	Min.	N.
No. segmentos	56	59	70	39	10	61	78	44	9	35		60	20	35
Comp. (mm)	6.5	9	14	4	10	6	9	5	9	3		6	1	35
Larg.(um)	295	217	300	170	7	206	300	140	7	140		222	100	19
palpos (um)	1028	899	1200	630	10	869	1100	560	9	585		1188	270	35
No. setíferos	48	50	63	28	10	52	71	38	9	28		53	16	35
No. seg s/ cerdas	8	9	12	7	10	9	15	6	9	7		11	4	35
Início gametas	19	21	23	18	10	21	23	20	9	-	-	-	-	-
Final gametas	35	37	42	24	10	41	50	25	9	-	-	-	-	-
No. seg. Féteis	16	18	21	7	10	20	31	2	9	-	-	-	-	-
Comp. prostômio (um)	112	90	130	80	10	100	126	78	9	60		80	47	35

Tabela 05. Sumário das estruturas morfológicas mais relevantes para a diagnose de espécies de *Saccocirrus*. Em negrito *Saccocirrus*. sp. nov. 1.

	C. Max. (mm)	L. Max. (µm)	Max. N. segments	Palpos Max.. (µm)	Bulbo faringeal	Pigídio	Lobo Pigídio (µm)	N. papilas pigidiaes
<i>S. papilocercus</i>	30	400	150	1500	Ausento	longo	?	8
<i>S. major</i>	70	1000	200	?	presente	longo	?	14
<i>S. orientalis</i>	12	?	170	?	ausente	arredondado	Muito reduzido	4
<i>S. archiboldi</i>	6	200	84	600	presente	longo	ausente	ausente
<i>S. sp. nov. 1</i>	<b>14</b>	<b>310</b>	<b>80</b>	<b>1000</b>	<b>ausente</b>	<b>arredondado</b>	<b>100</b>	<b>1(2)</b>
<i>S. minor</i>	15	200	100	900	ausente	arredondado	Muito reduzido	ausente
<i>S. pussicus</i>	30	400	120	1600	presente	longo	?	12
<i>S. heterochaetus</i>	9	300	74	800	ausente	arredondado	reduzido	ausente
<i>S. parvus</i>	3	180	48	550	ausente	arredondado	reduzido	ausente
<i>S. oahuensis</i>	10.5	400	119	1400	ausente	longo	200	6
<i>S. waianaensis</i>	10	450	210	1310	ausente	longo	250	ausente
<i>S. cirratus</i>	45	?	200	1500	presente	longo	?	0
<i>S. krusadensis</i>	25	400	150	?	presente	longo	?	8
<i>S. gabriellae</i>	30	400	160	1000	presente	longo	?	15
<i>S. eroticus</i>	22	300	125	920	presente	longo	?	22
<i>S. labilis</i>	14	250	133	?	presente	longo	?	9
<i>S. sonomacus</i>	25	330	140	1200	presente	longo	1100	12
<i>S. jouinae</i>	20	550	120	?	presente	?	?	?
<i>S. tridentiger</i>	20	600	100	?	presente	longo	?	14
<i>S. uchidai</i>	20	350	146	1600	presente	longo	?	23
<i>S. goodrichi</i>	15	300	130	1400	presente	longo	?	7
<i>S. burchelli</i>	20	1000	200	1000	presente	longo	?	8
<i>S. alanhongi</i>	3.4	300	47	720	presente	longo	150	4 (6)

Tabela 5. Continuação.

	Cirro pigidial	Gonadas fem.	N. Segmentos fértéis	oócito (µm)	N. oocytes/ oócitos/seg.	Gonadas macho	Ciliação meio ventral	Manchas ciliares na boca
<i>S. papilocercus</i>	ausente	bilateral	120	90	10	bilateral	ausente	ausente
<i>S. major</i>	ausente	bilateral	175	65	40	bilateral	ausente	ausente
<i>S. archiboldi</i>	ausente	?	de 26	?	?	?	ausente	presente
<i>S. sp. nov. 1</i>	<b>ausente</b>	<b>bilateral</b>	<b>20</b>	<b>140</b>	<b>6</b>	<b>bilateral</b>	<b>ausente</b>	<b>ausente</b>
<i>S. pussicus</i>	ausente	bilateral	36	80	5	bilateral	ausente	presente
<i>S. heterochaetus</i>	ausente	bilateral	20	80	4	bilateral	ausente	ausente
<i>S. parvus</i>	ausente	bilateral	?	?	?	bilateral	ausente	Ausente?
<i>S. oahuensis</i>	curto	bilateral	?	?	?	bilateral	ausente	ausente
<i>S. waianaensis</i>	ausente	bilateral	?	?	?	bilateral	ausente	ausente
<i>S. krusadensis</i>	ausente	esquerda	80	70	10	esquerda	ausente	Presente
<i>S. gabriellae</i>	ausente	direita	100	85	20	esquerda	Presente	Ausente
<i>S. eroticus</i>	ausente	direita	110	90	11	esquerda	Presente	Presente
<i>S. labilis</i>	ausente	esquerda	100	60	8	esquerda	Presente	Presente
<i>S. sonomacus</i>	ausente	direita	55	60	24	esquerda	Ausente	Presente
<i>S. jouinae</i>	?	unilateral	?	85	5	unilateral	Presente	Presente
<i>S. tridentiger</i>	?	unilateral	?	95	10	unilateral	Até seg. 8	Presente
<i>S. uchidai</i>	ausente	esquerda	100	65	50	esquerda	presente	Presente
<i>S. goodrichi</i>	?	esquerda	35	130	2	unilateral	ausente	ausente
<i>S. burchelli</i>	ausente	unilateral	180	4 (?), 90	4	bilateral	?	?
<i>S. alanhongi</i>	ausente	unilateral	?	?	?	unilateral	de 1 até 3	presente

## Referências

- Aiyar RG, Alikunhi KH. 1944. On some archiannelids of the Madras Coast. Proceedings of Natural Institution of Science India 10:113-140.
- Ax VP. 1954. *Thalassochaetus palpifoliaceus* nov. gen. nov. spec. (Archiannelida, Nerillidae), ein mariner Verwandter von *Troglochaetus beranecki* Delachaux. Zoologischer Anzeiger 153(3/4):65-75.
- Bartolomaeus T. 1995. Zur Ultrastruktur von *Psammodrillus balanoglossoides* - Hypothesen zur Stellung der Psammodrillida innerhalb der Annelida. Microfauna Marina 10:295-303.
- Bartolomaeus T, Meyer K. 1997. Morphogenesis and phylogenetic significance of hooked setae in Arenicolidae (Polychaeta, Annelida). Invertebrate Biology 116:227-242.
- Bartolomaeus T, Purschke G, Hausen H. 2005. Polychaete phylogeny based on morphological data - a comparison of current attempts. Hydrobiologia 535:341-356.
- Beddard 1865 und Potamodrillidae nov. fam. (Oligochaeta). Zoologische Jahrbuecher Abteilung fuer Systematik Oekologie und Geographie der Tiere 94, 187 - 368.
- Beddard FE. 1895. A monograph of the Order Oligochaeta. Clarendon Press, Oxford.
- Beesley PL, Ross GJB, Glasby CJ. 2000. Polychaetes & Allies: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 4A Polychaeta, Myzostomida, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Blake JA. 1991. Revision of some genera and species of Cirratulidae (Polychaeta) from the western North Atlantic. Ophelia Supplement 5: 17-30.
- Boaden PJS. 1961. *Meganeerilla swedmarki* nov. gen. nov. spec., an archiannelid of the Family Nerillidae. Arkiv för Zoologi 13(27):553-559.
- Brasil, ADR. 2009. Distribuição dos poliquetas intersticiais nas praias do Forno (Arraial do Cabo) e Itaipu (Niterói) no litoral do Rio de Janeiro, Brasil. Monografia de conclusão de curso. Universidade Federal Fluminense.

- Brinkhurst RO, Jamieson BGM. (1971). Aquatic Oligochaeta of the World. Edinburgh: Oliver & Boyd. 860 pages
- Brown R. 1981. Saccocirridae (Annelida: Polychaeta) from the central coast of New South Wales. Australian Journal of Marine and Fresh Water Research 32:439–456.
- Bunke D. 1967. Zur Morphologie und Systematik der Aeolosomatidae
- Bunke D. 1985. Ultrastructure of the spermatozoon and spermiogenesis in the interstitial annelid *Potamodrilus fluviatilis*. Journal of Morphology 185: 203 - 216.
- Bunke D. 1986. Ultrastructural investigations on the spermatozoon and its genesis in *Aeolosoma litorale* with considerations on the phylogenetic implications for the Aeolosomatidae (Annelida). Journal Ultrastructure Research 95:113 - 130.
- Bunke D. 1988. Aeolosomatidae and Potamodrilidae. In: Higgins RP, Thiel H, editors. Introduction to the Study of Meiofauna. Washington: Smithsonian Institution, p 345 - 348.
- Bunke D. 1994. Ultrastructure of the metanephridial system in *Aeolosma bengalense* (Annelida). Zoomorphology 114:247 - 258.
- Carr RS, Reish DJ. 1977. The effect of petroleum hydrocarbons on the survival and life history of polychaetous annelids. In: Wolfe, DA, editor. Fate and Effects of Petroleum Hydrocarbons in Marine Organisms and Ecosystems. : Oxford: Pergamon Press, p 168 - 173.
- Caullery M, Mesnil F. 1898. Les formes épitoques et l'évolution des cirratuliens. Annales de l'Université de Lyon 39:1 - 200.
- Claparède E. 1863. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Dales RP. 1962. The polychaete stomodeum and the interrelationships of the families of the Polychaeta. Proceedings of the Zoological Society of London 139: 289 - 328.

- Dean HK. 1995. A new species of *Raricirrus* (Polychaeta, Ctenodrilidae) from wood collected in the Tongue of the Ocean, Virgin Islands. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 108:169 - 179.
- Delachaux T. 1921. Un polychète d'eau douce cavernicole *Troglochaetus beranecki* nov. gen. nov. spec. *Bulletin Soc Neuchatel Science Natural* 45:1-11.
- Dordel J, Fisse F, Purschke G, Struck TH. 2010. Phylogenetic position of Sipuncula derived from multi-gene and phylogenomic data and its implication for the evolution of segmentation. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 48:197 - 207
- Di Domenico M, Lana PC, Garraffoni ARS. 2009. Distribution patterns of interstitial polychaetes in sandy beaches of southern Brazil. *Marine Ecology*, 30: 47 - 62.
- Du Bois-Reymond Marcus E. 1946. On a New Archiannelid, *Saccocirrus gabriellae*, from Brazil. *Comunicaciones Zoológicas del Museu de Historia Natural de Montevideo* 37(2):1 - 11.
- Du Bois-Reymond Marcus E. 1947. *Nerilla mediterranea* from Brazil. *Comunicaciones Zoológicas del Museu de Historia Natural de Montevideo* 45(2):1 - 6.
- Du Bois-Reymond Marcus E. 1948. Further archiannelids from Brazil. *Comunicaciones Zoológicas del Museu de Historia Natural de Montevideo* 2: 1-27.
- Du Bois-Reymond Marcus E. 1955. On Turbellaria and *Polygordius* from the Brazilian Coast. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciencias e Letras, Universidade da São Paulo, Zoologia* 20:19-65.
- Erséus C, Rota E. 1998. Havsborstmaskar på torra land. *Fauna och Flora* 93:97-104.
- Faubel A. 1978. Neue Nerillidae (Archiannelida) aus dem sublitoral der nordsee und des mittelatlantik (Nordwest-Afrika). *Zoologica Scripta* 7:257-262.
- Fauchald K. 1977. The Polychaete Worms: definition and keys to the orders, families and genera. Los Angeles: Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series 28, 188 pages.

- Fauchald K, Jumars PA. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 17:193-284.
- George JD, Petersen ME. 1991. The validity of the genus *Zeppelina* (Vaillant) (Polychaeta: Ctenodrilidae). *Ophelia Supplement* 5: 89-100.
- Giangrande A. 1997. Polychaete reproductive patterns, life cycles and life histories: an overview. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 35, 323-386.
- Gluzman C. 1997. Sperm cells in *Aeolosoma marcusii* (Annelida, Oligochaeta). *Biocell* 21:137-142.
- Goodrich ES. 1901. On the structure and affinities of *Saccocirrus*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 44:413-428.
- Goodrich ES. 1912. *Nerilla* an archiannelid. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 57:397 - 425.
- Hartman O. 1944. Polychaetous annelids, 6. Paraonidae, Magelonidae, Longosomidae, Ctenodrilidae and Sabellariidae. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 10:311-389.
- Hartman O. 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation* 28:1-378.
- Hartmann-Schröder G. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Tierwelt Deutschlands* 58:1-594.
- Hartmann-Schröder G. 1983. Zur Kenntnis des Eulitorals der australischen Küsten unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden. Teil 9. Die Polychaeten der antiborealen Südwestküste Australiens (zwischen Dunsborough im Norden und Denmark im Süden). *Mitteilungen aus dem Hamburgischen zoologischen Museum und Institut* 80:123-167.
- Hatschek B. 1878. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. *Arbeiten Zoologisch Institut und Universität von Wien* 1: 277-404.

- Hermans CO. 1969. The systematic position of the Archiannelida. *Systematic Zoology* 18:85-102.
- Hessling R, Purschke G. 2000. Immunohistochemical (cLSM) and ultrastructural analysis of the central nervous system and sense organs in *Aeolosoma hemprichi* (Annelida, Aeolosomatidae). *Zoomorphology* 120:65 - 78.
- Hobson KD. 1971. Polychaeta new to New England, with additions to the descriptions of *Aberranta enigmatica* Hartman. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 84:245-252.
- Jans W, Römbke J. 1989. Funde eines terrestrischen Polychaeten (Annelida) in Wäldern Baden-Württembergs. *Carolinea* 47:158 - 162.
- Jördens J, Struck T, Purschke G. 2004. Phylogenetic inference regarding Parergodrilidae and *Hrabeiella periglandulata* ('Polychaeta', Annelida) based on 18S rDNA, 28S rDNA and COI sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42:270 - 280.
- Jouin C. 1966. Morphologie et anatomie comparé de *Protodrilus chaetifer* Remane et *Protodrilus symbioticus* Giard; création du nouveau genre *Protodriloides*. (Archiannelides). *Cahiers de Biologie Marine* 7:139-155.
- Jouin C. 1967. Étude morphologique et anatomique de *Nerillidopsis hyalina* Jouin et de quelques *Nerillidium* Remane (Archiannelides Nerillidae). *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale* 108:97 - 110.
- Jouin C. 1968. Sexualité et biologie de la reproduction chez *Mesonerilla* Remane et *Meganerilla* Boaden (Archiannelides Nerillidae). *Cahiers de Biologie Marine* 9:31-52.
- Jouin C. 1970. Recherches sur les Archiannelides interstitielles: Systématique, anatomie et développement des Protodrilidae et des Nerillidae. Thèse Doctorat, Faculté des Sciences des Paris, 204 pages.
- Jouin C. 1979. Description of a free-living polychaete without gut: *Astomus taenioides* n. gen., n. sp. (Protodrilidae, Archiannelida). *Canadian Journal of Zoology* 57:2448 - 2456.
- Jouin C. 1992. The ultrastructure of a gutless annelid, *Parenterodrilus* gen. nov. *taenoides* (= *Astomus taenioides*) (Polychaeta, Protodrilidae). *Canadian Journal of Zoology* 70: 1833 - 1848.



- Jouin C, Swedmark B. *Paranerilla limicola* n.g., n.sp., archiannélide Nerillidae du benthos vaseux marin. Cahiers de Biologie Marine 6:201-218.
- Karling TG. 1958. Zur Kenntnis von *Stygocapitella subterranea* Knöllner und *Parergodrilus heideri* Reisinger. Arkiv for Zoologi, Stockholm 11: 307 - 342.
- Kennel J. 1882. Über *Ctenodrilus pardalis* Clpd. Ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Knospung der Anneliden. Arbeiten aus dem Zoologisch Zootomischen Institut Würzburg 5:373-429.
- Kirsteuer E. 1965. Zur Kenntnis der archianneliden des Roten Meeres. Zoologischer Anzeiger. 177:288-296.
- Knöllner F. 1934. *Stygocapitella subterranea* nov. gen. nov. spec. Schr. naturw. Ver. Schleswig-Holstein 20:68–72.
- Kristensen RM, Nørrevang A. 1982. Description of *Psammodrillus aedificator* sp. n. (Polychaeta) with notes on the Arctic interstitial fauna of Disco Island, W. Greenland. Zoologica Scripta 11:265-79.
- Laubier L. 1961. *Monticellina heterochaeta* n. gen., n. sp., cténodrilidé (Polychètes sédentaires) des vases cotières de Banyuls-sur-Mer. Vie et Milieu 11:601-604.
- Laubier L. 1966. Sur la position systématique de *Monticellina heterochaeta* Laubier, 1961. Bulletin de la Société Zoologique de France 91:631-638.
- Mackie ASY. 1996. Taxonomy and phylogeny of spioniform polychaetes (Annelida). PhD Thesis, Göteborg:Göteborgs Universitet, 168 pages.
- Mackie ASY, Pleijel F, Rouse GW. 2005. Revision of *Aberranta* Hartman, 1965 (Aberrantidae: Annelida), with descriptions of new species from the Mediterranean and Hong Kong. Marine Ecology 26: 197-208.
- Marcus, E. 1944. Sobre Oligochaeta límnicos do Brasil. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Zool.ogia 43(8):5-102.
- Mesnil F, Caullery M. 1897. Sur la position systématique du genre *Ctenodrilus* Clap. ; ses affinités avec les Cirratuliens. Comptes rendus hebdomadaire des séances de l'Académie des Sciences 125:542-544.

- Meyer R, Bartolomaeus T. 1997. Ultrastruktur und Morphogenese der Hakenborsten bei *Psammodrillus balanoglossoides* - Bedeutung für die Stellung der Psammodrillida (Annelida). *Microfauna Marina* 11:87-113.
- Monticelli, FS. 1910. *Raphidrilus nemasoma* Montic. Nuovo Ctenodrilide del Golfo di Napoli (Revisione de' Ctenodrilidi). *Archivio Zoologico*, 4(4), 401–436, plates 12–13.
- Moon SY, Chang BK, Gelder SR, Won K. 1996. Phylogenetic position of the aberrant branchiobdellidans and aphanoneurans within the Annelida as derived from 18S ribosomal RNA gene sequences. *Hydrobiologia* 324:229 - 236.
- Moore DC. 1991. *Raricirrus beryli* Petersen & George (Ctenodrilidae). A new polychaete indicator species for hydrocarbon-polluted sediments. *Ophelia Supplement* 5:477-486.
- Müller MC. 2011. A new member of Nerillidae (Annelida: Polychaeta), *Xenonerilla bactericola* gen. et sp. nov., collected off California, USA. *Cahiers de Biologie Marine* 42:203-217.
- Müller MC. 2002. *Aristonerilla*: a new nerillid genus (Annelida: Polychaeta) with description of *Aristonerilla (Micronerilla) brevis* comb. nov. from a seawater aquarium. *Cahiers de Biologie Marine* 43:131–139.
- Orrhage L. 1978. On the structure and evolution of the anterior end of the Sabellariidae (Polychaeta Sedentaria). With some remarks on the general organization of the polychaete brain. *Zoologische Jahrbuecher; Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 100: 343-374.
- Petersen Me, George DJ. 1991. A new species of *Raricirrus* from northern Europe, with notes on its biology and a discussion of the affinities of the genus (Polychaeta: Ctenodrilidae). *Ophelia, Supplement* 5:185-208.
- Pizl V, Chalupský J. 1984. *Hrabeiella periglandulata* gen. et. sp. n. (Annelida) – a curious worm from Czechoslovakia. *Vest. cs. Spolec. zool.* 48: 291–295.
- Pleijel F. 2001. *Aberranta* Hartman 1965. In: Rouse GW, Pleijel F, editors, *Polychaetes*. Oxford: Oxford University Press, p 175 - 176.

- Pop V. 1975. Was ist *Hystricosoma chappuisi* Michaelsen (Aeolosomatidae, Oligochaeta)? Mitteilungen aus dem Hamburgischen Zoologischen Museum und Institut 72:75-78.
- Purschke G. 1985. Anatomy and ultrastructure of ventral pharyngeal organs and their phylogenetic importance in Polychaeta (Annelida). II. The pharynx of the Nerillidae. Microfauna Marina 2:23–60.
- Purschke G. 1986. Ultrastructure of the nuchal organ in the interstitial polychaete *Stygocapitella subterranea* (Parergodrilidae). Zoologica Scripta 16:13–20.
- Purschke G. 1987. Anatomy and ultrastructure of ventral pharyngeal organs and their phylogenetic importance in Polychaeta (Annelida). III. The pharynx of the Parergodrilidae. Zool. Jb. Anat. 115: 331–362.
- Purschke G, Jouin C. 1988. Anatomy and ultrastructure of the ventral pharyngeal organs of *Saccocirrus* (Saccocirridae) and *Protodriloides* (Protodriloidae fam. n.) with remarks on the phylogenetic relationships within the Protodrilida (Annelida: Polychaeta). Journal of the Zoological Society of London 215:405-432.
- Purschke G. 1990a. Comparative electron microscopic investigation of the nuchal organs in *Protodriloides*, *Protodrilus* and *Saccocirrus* (Annelida, Polychaeta). Canadian Journal of Zoology 68:325-338.
- Purschke G. 1990b. Ultrastructure of statocysts in *Protodrilus* species (Polychaeta): reconstruction of the cellular organization with morphometric data from receptor cells. Zoomorphology 110:91-104.
- Purschke G. 1993. Structure of the prostomial appendages and the central nervous system in the Protodrilida (Polychaeta). Zoomorphology 113:1-20.
- Purschke G. 1999. Terrestrial polychaetes – models for the evolution of the Clitellata (Annelida)? Hydrobiologia 406:87 - 99.
- Purschke G. 2000. Sense organs and central nervous system in an enigmatic terrestrial polychaete, *Hrabeiella periglandulata* (Annelida) – implications for annelid evolution. Invertebrate Biology 119:329-341.

- Purschke G. 2005. Problematic annelid groups. In: Rouse G, Pleijel F, editors. Reproductive Biology and Phylogeny of Annelida. Science Publishers, EnWeld, p 639–667.
- Purschke G, HESSLING R. 2002. Analysis of the central nervous system and sense organs in *Potamodrilus fluviatilis* (Annelida: Potamodrilidae). Zoologischer Anzeiger 241:19 - 35.
- Purschke G, Jouin C. 1988. Anatomy and ultrastructure of the ventral pharyngeal organs of *Saccocirrus* (Saccocirridae) and *Protodriloides* (Protodriloidae fam. n.) with remarks on the phylogenetic relationships within the Protodrilida (Annelida: Polychaeta). Journal of the Zoological Society of London 215:405-432.
- Purschke G, Jördens J. 2007. Male genital organs in the eulittoral meiofaunal polychaete *Stygocapitella subterranea* (Annelida, Parergodrilidae): ultrastructure, functional and phylogenetic significance. Zoomorphology 126:283–297.
- Purschke G, Müller MC. 1996. Structures of prostomial photoreceptor-like sense in *Protodriloides* species (Polychaeta, Protodrilida). Cahiers de Biologie Marine 37:205-219.
- Purschke G, Tzetlin AB. 1996. Dorsolateral folds in the oligochaete foregut: structure, prevalence and phylogenetic significance. Acta Zoologica, Stockholm 77:33–49.
- Quian PY, Chia FS. 1989. Sexual reproduction and larval development of *Rhaphidrilus nemasoma* Monticelli, 1910 (Polychaeta: Ctenodrilidae). Canadian Journal of Zoology 67: 2345-2351.
- Ramey PA, Fiege D, Leander BS. 2006. A new species of *Polygordius* (Polychaeta: Polygordiidae) from the inner continental shelf and in bays and harbours of the north-eastern United States. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 86:1025-1034.
- Reisinger E. 1925. Ein landbewohnender Archiannelide. Zugleich ein Beitrag zur Systematik der Archianneliden. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 3:197-254.
- Reisinger E. 1960. Die Lösung des *Parergodrilus*-Problems. Zoological Morphology 48: 517–544.

- Reish DJ. 1979. Bristle worms (Annelida: Polychaeta). In: Hart CW, Fuller SLH, editors. Pollution Ecology of Estuarine Invertebrates. London:Academic Press, p 77-125.
- Remane KVA. 1925. Diagnosen neuer Archianneliden (zugleich 1. Beitrag zur Fauna der Kieler Bucht). Zoologischer Anzeiger 65: 15-17.
- Remane KVA. 1928. *Nerillidium mediterraneum* n. sp. und seine tiergeographische bedeutung. Zoologischer Anzeiger 151:57-59.
- Riser NW. 1980. The aberrant Polychaete *Stygocapitella* from some American beaches. Wasman Journal Biology 38:10 - 17.
- Riser NW. 1984. General observations on the intertidal interstitial fauna of New Zealand. Tane 30: 239 - 250.
- Rota E. 1998. Morphology and adaptations of *Parergodrilus* Reisinger and *Hrabeiella* Pizl & Chalupský, two enigmatic soil-dwelling annelids. Italian Journal of Zoology 65: 75 - 84.
- Rota E, Carchini G. 1999. A new Polygordius (Annelida: Polychaeta) from Terra Nova Bay, Ross Sea, Antarctica. Polar Biology 21:201-213.
- Rota E, Lupetti P. 1996. An ultrastructural investigation of *Hrabeiella* Pizl & Chalupský, 1984 (Annelida). I. Chaetae and body wall organization. Hydrobiologia 334: 229 - 239.
- Rota E, Lupetti P. 1997. An ultrastructural investigation of *Hrabeiella* Pizl & Chalupský, 1984 (Annelida). II. The spermatozoon. Tissue Cell 29:603–609.
- Rouse GW, Pleijel P. 2001. Polychaetes. London: Oxford University Press. 354 pages.
- Rouse GW, Fauchald K. 1997. Cladistics and polychaetes. Zoological Scripta 26:139 - 204.
- Rousset V, Pleijel F, Rouse GW, Erseus C, Siddall ME. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistics 23 (1):41-63.
- Sasaki S, Brown R. 1983. Larval development of *Saccocirrus uchidai* from Hokkaido, Japan and *Saccocirrus krusadensis* from New South Wales, Australia (Archiannelida, Saccocirridae). Annotationes Zoologicae Japonenses 56: 299-314.

- Schmidt O. 1857. Zur Kenntnis der Turbellaria, Rhabdocoela und einiger anderer Wuermer des Mittelmeeres. Sitzungsberichte der Kaiserliche Akademie der Wissenschaften, Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse 23:347-366.
- Schmidt P, Westheide W. 1977. Interstitielle Fauna von Galapagos. XVII. Polygordiidae, Saccocirridae, Protodrilidae, Nerillidae, Dinophilidae (Polychaeta). Mikrofauna Meeresboden 62:1 - 38.
- Schmidt H, Westheide W. 2000. Are the meiofaunal polychaetes *Hesionides arenaria* and *Stygocapitella subterranea* true cosmopolitan species? - results of RAPD-PCR investigations. Zoologica Scripta 29: 17-27.
- Singer R. 1978. Suction-feeding in *Aeolosoma* (Annelida). Transactions of the American Microscopical Society 97:105-111.
- Sterrer W, Iliffe TM. 1982. *Mesonerilla prospera*, a new archiannelid from marine caves in Bermuda. Proceedings of Biological Society of Washington 95(3):509-514.
- Struck TH. 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 48:197–207.
- Struck TH, Purschke G. 2005. The sister group relationship of Aeolosomatidae and Potamodrilidae (Annelida, 'Polychaeta') - a molecular phylogenetic approach based on 18S rDNA and Cytochrome Oxidase I. Zoologischer Anzeiger 243:281-293.
- Struck TH, Schult N, Kusen T, Hickman E, Bleidorn C, McHugh D, Halanych KM. 2007. Annelida phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evolutionary Biology 7:57.
- Struck TH, Nesnidal MP, Purschke G, Halanych KM. 2008. Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). Molecular Phylogenetic Evolution 48:628 - 645.
- Struck TH, Paul C, Hill N, Hartmann S, Hösel C, Kube M, Lieb B, Meyer A, Tiedemann R, Purschke G, Bleidorn C. 2011 Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. Nature 471:95 - 98.

- Swedmark B. 1952. Note préliminaire sur un Polychète sédentaire aberrant, *Psammodrillus balanoglossoides* n. gen., n. sp. Arkiv för Zoologi 4:159-162.
- Swedmark B. 1955. Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de *Psammodrillus balanoglossoides*, Polychète sédentaire de la microfaune des sables. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale 92:141-220.
- Swedmark B. 1958. *Psammodrilloides fauveli* n. gen. n. sp. et la famille des Psammodrillidae (Polychaeta Sedentaria). Arkiv för Zoologi 12:55-64.
- Swedmark B. 1959. Archiannélides Nerillidae des côtes du Finistère. Archives de Zoologie Experimentale et Generale 98:26-42.
- Tzetlin AB, Larionov VV. 1988. Morphology of a new archiannelid *Akessoniella orientalis* gen. et sp. n. (Nerillidae). Zh Zur 67:846-857.
- Tzetlin AB, Saphonov MV. 1992. *Trochonerilla mobilis* gen. et sp.n., a meiofaunal nerilid (Annelida, Polychaeta) from a marine aquarium in Moscow. Zoologica Scripta 21(3):251-254.
- Villora-Moreno S. 1997. Environmental heterogeneity and the biodiversity of interstitial polychaeta. Bulletin of Marine Science 60:494-501.
- Villora-Moreno S, Capaccioni-Azzati R, Garcia-Carrascosa AM. 1991. Meiobenthos of sandy beaches from the Gulf of Valencia (Western Mediterranean): ecology of interstitial polychaetes. Bulletin of Marine Science 48:376-385.
- von Nordheim H. 1989. Six new species of *Protodrillus* (Annelida, Polychaeta) from Europe and New Zealand, with a concise presentation of the genus. Zoologica Scripta. 48(2):245-268.
- Westheide W. 1972. La faune des Polychètes et des Archiannélides dans les plages sableuses à ressac de la côte Méditerranéenne de la Tunisie. Bulletin L'Institut National Scientifique et Technique Oceanographie et de Peche de Salammbô 2: 449-468.
- Westheide W. 2008. Polychaetes: Interstitial families. Synopses of the British Fauna, New Series, 44, 152 pages.

- Westheide W, Bunke D. 1970. *Aeolosoma maritimum* nov. spec. die erste Salzwasserart aus der Familie Aeolosomatidae (Annelida: Oligochaeta). Helgolander vassenschaftliche Meeresuntersuchungen 21: 134-142.
- Westheide W, Purschke G. 1996. *Leptonerilla diplocirrata*, a new genus and species of interstitial polychaetes from the island of Hainan, south China (Nerillidae). Proceedings of the Biological Society of Washington, 109:586-590.
- Wieser W. 1957. Archiannelids from the intertidal of Puget Sound. Transactions of the American Microscopical Society 76:275-285.
- Wilfert M. 1973. Ein Beitrag zur Morphologie, Biologie und systematischen Stellung des Polychaeten *Ctenodrilus serratus*. Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 25: 332-346.
- Wilfert M. 1974. *Aphropharynx heterochaeta* nov. gen. nov. spec., ein neuer Polychaet aus der Familie Ctenodrilidae Kennel 1882. Cahiers de Biologie Marine, 15, 495-504.
- Wolf PS. 1984. Chapter 59: Family Aberrantidae. In: Uebelacker JM, Johnson PS, editors. Taxonomic Guide to the Polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Final report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Alabama: Barry A. Vittor & Associates, Inc., Mobile, Vol. VII, 4 pages
- Wolf PS. 1987. Aberrantidae: a new family of Polychaeta (Annelida). Bulletin of the Biological Society of Washington 7:50-52.
- Worsaae K, Kristensen RM. 2003. A new species of *Paranerilla* (Polychaeta: Nerillidae) from Northeast Greenland Waters, Arctic Ocean. Cahiers de Biologie Marine 44:23-39.
- Worsaae K, Sterrer W, Ilife TM. 2004. *Longipalpa saltatrix*, a new genus and species of the meiofaunal family Nerillidae (Annelida: Polychaeta) from an anchihaline cave in Bermuda. Proceedings of the Biological Society of Washington 117:360-376.
- Worsaae K, Kristensen RM. 2005. Evolution of interstitial Polychaeta (Annelida). Hydrobiologia 535/536: 319-340.
- Worsaae K, Nygren A, Rouse GW, Giribet G, Persson J, Sundberg P, Pleijel F. 2005. Phylogenetic position of Nerillidae and *Aberranta* (Polychaeta,



Annelida), analysed by direct optimization of combined molecular and morphological data. *Zoologica Scripta* 34:313-328.

Worsaae K, Sterrer W. 2006. Description of two new interstitial species of Psammodrilidae (Annelida) from Bermuda. *Marine Biology Research* 22(6):431-445.

Worsaae K, Rouse GW. 2008. Is *Diurodrilus* an annelid? *Journal of Morphology* 269: 1426-1455.

Zrzavy J, Riha P, Pialek L, Janouskovec J. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. *BMC Evolutionary Biology* 9:189.

**FILOGENIA MOLECULAR DA FAMÍLIA SACCOCIRRIDAE (ANNELIDA):  
NOVOS DADOS REVELAM ADERÊNCIA ENTRE MOLÉCULAS E  
MORFOLOGIA**

Capítulo formatado para a revista-alvo, *Molecular Phylogenetics and Evolution*.

Autores: Maikon Di Domenico, Alejandro Martinez, Paulo Lana e Katrine Worsaae

## Resumo

A classificação taxonômica corrente dos poliquetas meiofaunais da família Saccocirridae é amplamente baseada em caracteres morfológicos, com o reconhecimento dos grupos "*papillocercus*" e "*krusadensis*", em função de características morfo-funcionais e distribuição geográfica. Os objetivos deste estudo foram testar a adequação deste atual sistema taxonômico com a construção de uma filogenia baseada no DNA ribossomal (28S, 18S e H3) e um marcador mitocondrial (16S). As reconstruções dos caracteres ancestrais foram congruentes para a faringe muscular, banda ciliar médio-ventral e as cerdas capilares e não refutam a hipótese da validade dos dois grupos morfo-funcionais *krusadensis* e *papillocercus*. Estes resultados podem sugerir a proposição de dois gêneros dentro da família Saccocirridae, que deverá ser formalmente proposta em um trabalho de revisão dentro das normas do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Os *Saccocirrus*, em sua maioria com estágio larval livre natante, estão limitados a ambientes praias tropicais de areias grossas.

## **Abstract**

The current taxonomic classification of the interstitial Saccocirridae, still largely based on morphological characters, recognizes the “*papillocercus*” and “*krusadensis*” species groups, belonging to distinct trophic and geographic guilds. On the basis of a molecular phylogenetic hypothesis, with ribosomal DNA (28S, 18S and H3) and a mitochondrial marker (16S), by means of maximum likelihood and Bayesian approaches, the aims of this study were: a) to test adequacy of the current taxonomic classification schemes for the Saccocirridae; b) to trace the evolution of the main diagnostic traits and c) to evaluate the correlations between habitat conditions and the proposed trophic guilds. The reconstructions of ancestral characters were congruent to chaetae, pharyngeal bulb, ciliary patches mouth, midventral ciliary band, number of pygidial ridges and position of gonads, corroborating the hypothesis of the two morpho-functional groups “*krusadensis*” and “*papillocercus*”. These results may suggest the proposition of two genera within the family Saccocirridae, which should be formally proposed in a review within the rules of the International Code of Zoological Nomenclature.

## 1. Introdução

A família Saccocirridae é formada por 23 espécies pertencentes ao gênero nominal *Saccocirrus* Bobretzky 1871. Os saccocirrídeos vivem nos espaços intersticiais de sedimentos médios e grossos, desde regiões intermareais até regiões submareais, geralmente em praias tropicais e subtropicais (Martin, 1977; Brown, 1981; Bailey-Brock et al., 2003; Di Domenico et al., 2009; Brasil, 2010). Estudos morfológicos de Purschke e Jouin (1988) sustentam a inclusão das famílias Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae na ordem monofilética Protodrilida. As três famílias são referidas à ordem Protodrilida dentro de Canalipalpata (Rouse e Fauchald, 1997; Rouse e Pleijel, 2001).

A monofilia da família Saccocirridae dentro da Ordem Protodrilida é suportada pela presença de um pequeno prostômio com dois palpos longos com canais centrais e ampola basal, pelos pequenos parapódios e pela presença de cerdas simples (Purschke e Jouin, 1988). As revisões mais recentes foram fornecidas por Brown (1981) e Jouin e Gambi (2007). Diversos autores identificaram dois grupos de espécies "grupo *papillocercus*" (ver Jouin e Rao, 1987), e o "grupo *krusadensis*" (Jouin, 1971) em *Saccocirrus* (Wu e Yang, 1962; Gray, 1969; Jouin, 1971; Martin, 1977; Brown, 1981; Sasaki, 1981; Sasaki e Brown, 1983; Jouin e Rao, 1987; Purschke e Jouin, 1988; Bailey-Brock et al., 2003; Jouin e Gambi 2007).

O "grupo *papillocercus*" tem gônadas bilaterais, sem faringe muscular, uma cerda longa com pinos curtos, e uma cerda média com uma ponta em forma de remo, além de serem desprovidos de ciliação ventral. As espécies do grupo são provavelmente carnívoras e têm uma ampla distribuição mundial. Este grupo compreende atualmente 11 espécies, incluindo *S. cirratus* Aiyar e Alikunhi (1944), cuja a presença da faringe é duvidosa, mas não incluindo *S. archboldi* Kirsteur, 1967, que possui uma faringe típica.

O grupo "*krusadensis*" possui gônadas unilaterais, uma faringe muscular, ciliação anterior ventral, cerda longa profundamente bífida e cerdas de médias com um entalhe profundo. São animais detritívoros, raspadores de bactérias e diatomáceas e possuem uma distribuição restrita ao Indo-

Pacífico. Este grupo compreende atualmente 12 espécies, incluindo *S. archboldi* (Brown 1981, Jouin e Gambi 2007).

A interpretação prevalente é que a presença de faringe muscular e a ciliação médio-ventral em algumas espécies do “grupo *krusadensis*” e outros gêneros de Protodrilida (*Protodrilus* e *Protodriloides*) devem ser consideradas uma plesiomorfia do gênero, e sua perda um caráter derivado (Purschke e Jouin, 1988; Jouin e Gambi, 2007; Sasaki e Brown, 1983). Muitos dos anelídeos intersticiais são espécies muito derivadas, que passaram por processos de transição gradual de um tamanho maior para um menor ou por progênese (maturação no juvenil ou no estágio larval). Caracteres plesiomórficos como a presença de bandas e ciliação ventral ao longo do corpo são interpretados como retenção de um caráter larval (Westheide, 1987, Worsaae e Kristesen, 2005).

Os objetivos deste estudo foram: i) avaliar a monofilia de Saccocirridae; ii) avaliar a monofilia dos grupos morfológicos “*papillocercus*” e “*krusadensis*”; iii) avaliar a posição do grupo “*krusadensis*”; iv) avaliar a evolução dos caracteres diagnósticos comumente utilizados para a classificação taxonômica de espécies de *Saccocirrus* (faringe muscular, ciliação ventral, cerdas); v) avaliar a correlação entre a diversidade de saccocirrídeos e a latitude, habitats e guildas tróficas (morfo-funcionais). Para alcançar esses objetivos, foi construída uma filogenia molecular com base em três marcadores nucleares (DNA ribossomal 28S, 18S e H3) e um marcador mitocondrial (16S), comumente usados para estudos filogenéticos em anelídeos. Foi traçada a evolução de 33 caracteres morfológicos de interesse sobre a filogenia molecular, através de abordagem de verossimilhança.

## 2. Materiais e métodos

### 2.1. Amostragem dos táxons

Este estudo incluiu 21 táxons terminais, a saber 16 espécies de *Saccocirrus* (6 espécies descritas, além de *Saccocirrus*. sp. nov. 1, descrita nesta tese e 9 espécies novas tratadas como unidades taxonômicas operacionais (UTOs) e 5 espécies consideradas como grupo externo com sequências depositadas no GenBank (Tabela 1). As amostras foram coletadas em praias arenosas, regiões sublitorais de praias e baías de diversas regiões do mundo. Em cada região, as amostras foram acondicionadas em baldes plásticos de 20 litros com água do ambiente e posteriormente processadas em laboratório. Para codificação morfológica, os táxons foram analisados vivos sob microscópio óptico. O relaxamento dos poliquetas intersticiais foi feito com solução isotônica de  $MgCl_2$ . Com água destilada ou de torneira,  $MgCl_2$  foi adicionado em um erlenmeyer até atingir a salinidade de 36. A amostra foi colocada em outro erlenmeyer, com a adição da solução isotônica de  $MgCl_2$ , agitado cautelosamente e deixado de repouso por 15 minutos. O frasco foi então invertido 3 ou 4 vezes. O sobrenadante com os animais narcotizados foi passado rapidamente por uma peneira com malha de 0,063 mm. A peneira foi lavada com água do mar fresca numa placa de Petri. Os animais foram examinados vivos e morfotipados, ou fixados para análises morfológica mais detalhadas. Cada uma das espécies identificadas e as UTOs morfotipadas foram fixadas em etanol absoluto para o sequenciamento do DNA.

Para microscopia eletrônica de varredura (MEV), o maior número possível de indivíduos de cada espécie e UTOs foram fixados em trialdeído e solução tampão de cacodilato. A solução com 50 ml do fixador trialdeído é composta por 10 ml de glutaraldeído a 25 %, 10 ml de paraformaldeído a 16%, 4 ml de cacodilato tampão, 16 ml de água desmineralizada e 5,4 g de sacarose. Já a solução tampão de cacodilato para lavagem com 50 ml é composta por 47,5 ml de água desmineralizada, 2,5 ml de solução original de cacodilato (2 M) e 1,7 g de sacarose. Os animais foram fixados por duas

horas em temperatura ambiente com trialdeído, transferidos para a solução tampão de cacodilato e armazenados na solução tampão com poucas gotas do fixador trialdeído. No laboratório, foram lavados várias vezes para remover o fixador, pós fixados em tetróxido de ósmio 1% em 0,1 M de tampão cacodilato, lavados várias vezes novamente e desidratados com séries de etanol-acetona, passando por ponto crítico para secar. Os espécimes foram, então, montados em *stubs* de MEV, revestidos com platina e examinados com microscópio eletrônico de varredura, JEOL JSM-6335F do Museu de Zoologia da Universidade de Copenhagen (ZMUC).

## 2.2. Codificação morfológica

Estruturas internas do corpo, convencionalmente usadas para a descrição de espécies (Westheide, 2008), foram observadas em animais vivos com microscópio óptico. Os animais foram examinados com MEV para análise da morfologia externa, órgãos de sentido, cerdas, padrões de ciliação, glândulas epidérmicas e aberturas genitais.

Os estados dos caracteres morfológicos e a codificação dos táxons de Saccocirridae (Tabela 2 e 3) foram processados no software Mesquite v2.7.1. (Maddison e Maddison, 2009). Os sacocirrídeos quando identificados ou morfotipados foram referidos aos dois grupos “*papillocercus*” e “*krusadensis*” definidos por Jouin e Gambi (2007)



**Tabela 1** Lista das espécies, respectivos grupos morfo-funcionais, localidades, regiões e número de acesso do GenBank\* do material usado para análise filogenética de Saccocirridae

Classificação	Espécies	Grupo	Localidade	Região	18S	28S	16S	Histona 3
Protodrilida								
Saccocirridae	<i>Saccocirrus</i> (Cova La Jolla)*	<i>krusadensis</i>	Cove, La Jolla, CA, EUA	América do Norte - Pacífico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> (Bocas09)*	<i>krusadensis</i>	Bocas del Toro, Panamá	América Central - Caribe	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> (Bocas111)*	<i>krusadensis</i>	Bocas del Toro, Panamá	América Central - Caribe	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> (Belize)*	<i>papillocercus</i>	Carrie Bow Cay, Belize	América Central - Caribe	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus sonomacus</i>	<i>krusadensis</i>	Bird Rock, CA, EUA	América do Norte - Pacífico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus tridentiger</i>	<i>krusadensis</i>	North East Cay, Ilhas Salomão	Indo-Pacífico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus jouinae</i>	<i>krusadensis</i>	Kennedy Island, Ilhas Salomão	Indo-Pacífico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus krusadensis</i>	<i>krusadensis</i>	Ao Yon Beach, Phuket, Tailândia	Indo-Pacífico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> (Bermudas)*	<i>papillocercus</i>	Windsor Beach, Bermudas	América Central - Caribe	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> (Monol Island)*	<i>papillocercus</i>	Mono island, Ilhas Salomão	Indo-Pacífico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> sp. nov. 1	<i>papillocercus</i>	Barra Velha, Santa Catarina	América do Sul - Atlântico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> (Abades)*	<i>papillocercus</i>	Praia de Abades, Tenerife, Ilhas Canárias	Ilhas do Atlântico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> (Giglio)*	<i>papillocercus</i>	Ilhade Giglio, Italia	Mar Mediterrâneo	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus</i> (La Palma)*	<i>krusadensis</i>	La Palma, Ilhas Canárias	Ilhas do Atlântico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus gabriellae</i>	<i>krusadensis</i>	Praia da Universidade, São Sebastião	América do Sul - Atlântico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Saccocirrus papillocercus</i>	<i>papillocercus</i>	Sevastopol Bay, Ucrânia	Mar Negro	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
Protodrilidae	<i>Protodrilus</i> (Bocas)*	<i>grupo externo</i>	Bocas del Toro	América Central - Caribe	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
	<i>Protodrilus corderoi</i>	<i>grupo externo</i>	Barra Velha, Santa Catarina, Brasil	América do Sul - Atlântico	XXXX	XXXX	XXXX	XXXX
Terebellida								
Ctenodrilidae	<i>Ctenodrilus serratus</i>	<i>grupo externo</i>	Indisponível	Indisponível	AY340426	AY364864	AY340452	DQ779727
Spionida								
Spionidae	<i>Polydora giardi</i>	<i>grupo externo</i>	Indisponível	Indisponível	AY611455	AY611442	DQ779632	DQ779756
Sabellida								
Sabellariidae	<i>Sabellaria alvedata</i>	<i>grupo externo</i>	Indisponível	Indisponível	DQ140412	AY340416	AY340479	DQ779763

\* Sequências do grupo interno submetidas para o Genbank (grp 3494236) em revisão; \* Espécies novas ainda não descritas e aqui tratadas como unidades taxonômicas operacionais (UTOs)

**Tabela 2** Caráteres e codificação usadas na análise filogenética de Saccocirridae.

<b>Características da morfologia geral do corpo</b>	
1. Comprimento máximo do corpo	0 (< 3 mm); 1 (3 - 5 mm); 2 (5 - 10 mm); 3 (10 - 20 mm); 4 (> 20 mm)
2. Largura máximo do corpo	0 (< 200 µm); 1 (200 - 400 µm); 2 (> 400 µm)
3. Numero total de segmentos	0 (< 50); 1 (50 – 100); 2 (100 – 150); 3 (> 150)
4. Parapódio	0 (ausente); 1 (presente)
5. Apêndices pigidiais	0 (ausente); 1 (presente)
6. Número de lóbulos pigidiais	0 (dois); 1 (três)
7. Papilas pigidiais	0 (ausente); 1 (presente)
8. Forma das papilas pigidiais	0 (forma de concha); 1 (cilíndrico); 2 (arredondado)
9. Número de papilas pigidiais	0 (até 5); 1 (até 10); 2 (até 15); 3 (mais de 20)
10. Bulbo faringeal	0 (ausente); 1 (presente)
11. Boca peristomial	0 (presente; ausente)
<b>Órgãos de sentidos</b>	
12. Olhos pigmentados	0 (ausente); 1 (presente);
13. Posição dos órgãos nucais	0 (dorsal); 1 (lateral)
<b>Características associadas às cerdas</b>	
14. Notocerda	0 (presente); 1 (ausente)
15. Neurocerda	0 (presente); 1 (ausente)
16. Gancho	0 (presente); 1 (ausente)
17. Cerda capilar	0 (presente); 1 (ausente)
18. Cerdas espiníferas	0 (presente); 1 (ausente)
19. Formas das cerdas capilares	0 (simples); 1 (lirada); 2 (lirada desigual)
20. Formas das cerdas espiníferas	0 (arredondada); 1 (bífida igual); 2 (bífida desigual); 3 (espatulada)
21. Formas das espiníferas bífidas	0 (ausente); 1 (simples igual); 2 (desigual); 3 (dentada)
<b>Padrões de ciliação no tronco</b>	
22. Banda ciliar transversal no prostômio	0 (ausente), 1 (presente)
23. Tufo ciliar parapodial	0 (presente); 1 (ausente)
24. Banda ciliar médio-ventral	0 (ausente); 1 (presente)
25. Extensão da banda ciliar medio-ventral	0 (pigídio); 1 (região anterior); 2 (segmento 8); 3 (segmento 6); 4 (zero)
<b>Morfologia do palpo</b>	
26. Palpos	0 (presente); 1 (ausente)
27. Ampolas	0 (ausente), 1 (presente)
28. Comprimento máximo do palpo	0 (< 200 µm); 1 (200-500 µm); 2 (500-1000 µm); 3 (>1000 µm)
29. Tufos de cílios nos palpos	0 (presente); 1 (ausente)
<b>Estruturas associadas a reprodução</b>	
30. Vesícula seminal	0 (ausente), 1 (presente)
31. Disposição da vesícula seminal	0 (bilateral); 1 (unilateral)
32. Pênis nos segmentos reprodutivos	0 (presente); 1 (ausente)
<b>Desenvolvimento</b>	
33. Estágio larval	0 (presente); 1 (ausente)

**Tabela 3** Codificação dos táxons e caracteres morfológicos (Tabela 3) usados na análise filogenética de Saccocirridae.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3
<i>Saccocirrus papilloecus</i>	4	1	3	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	-	2	0	0	0	0	4	0	1	3	1	1	0	0	0
<i>Saccocirrus</i> (Abades)	4	2	2	1	0	0	1	1	3	0	0	1	0	0	1	1	1	1	-	2	0	0	0	0	4	0	1	3	1	1	0	0	0
<i>Saccocirrus</i> (Giglio)	2	1	1	1	0	0	1	1	3	0	0	1	0	0	1	1	1	1	-	2	0	0	0	0	4	0	1	3	1	1	0	0	0
<i>Saccocirrus</i> (Bemudas)	2	?	?	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	-	2	0	0	0	0	4	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>Saccocirrus</i> (Belize)	2	?	?	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	-	2	0	0	0	0	4	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>Saccocirrus</i> sp. nov. 1	3	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	-	1	0	0	0	0	4	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>Saccocirrus</i> (Monolands)	3	1	?	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	-	2	0	1	0	0	4	0	1	3	0	1	0	0	0
<i>Saccocirrus krusadensis</i>	4	1	2	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	2	1	3	1	0	0	8	0	1	2	0	1	1	0	0
<i>Saccocirrus jouinae</i>	3	2	2	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	2	1	3	1	0	1	2	0	1	2	0	1	1	0	0
<i>Saccocirrus tridentiger</i>	3	2	1	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	2	1	3	1	0	1	2	0	1	2	0	1	1	0	0
<i>Saccocirrus gabriellae</i>	4	1	3	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	3	1	0	0	4	0	1	2	0	1	1	0	0
<i>Saccocirrus</i> (Bocas09)	2	0	?	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	3	1	0	0	4	0	1	2	0	1	1	0	0
<i>Saccocirrus</i> (La Palma)	2	?	?	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	3	1	0	0	4	0	1	2	0	1	1	0	0
<i>Saccocirrus</i> (Cova La Jolla)	2	1	?	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	3	1	0	0	4	0	1	2	0	1	1	0	0
<i>Saccocirrus sonomacus</i>	4	1	2	1	0	0	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	3	1	0	0	4	0	1	2	0	1	1	0	0
<i>Saccocirrus</i> (Bocas111)	2	?	?	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	3	1	0	0	4	0	1	2	0	1	1	0	1
<i>Protodrilus corderoi</i>	1	0	0	0	0	0	1	2	?	1	0	0	1	1	1	1	0	1	-	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Protodrilus</i> (Bocas)	1	0	0	0	0	0	1	2	?	1	0	0	1	1	1	1	0	1	-	?	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Ctenodrilus serratus</i>	1	0	0	0	0	0	0	2	?	1	0	0	1	1	1	0	0	1	-	?	0	0	1	0	4	1	0	1	-	0	0	1	1
<i>Sabellaria alveolata</i>	4	2	?	1	1	?	0	2	?	1	0	1	?	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	4	0	0	3	?	?	0	1	0
<i>Polydora giardi</i>	4	2	?	1	1	?	0	2	?	1	0	1	?	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	4	0	0	3	?	?	0	1	0

- Caráter não aplicável, ? Estado do caráter duvidoso

### 2.3. Análises moleculares

A partir dos resultados das análises morfológicas, 16 espécies de *Saccocirrus* foram selecionadas para análise molecular (Tabela 1). Para este propósito, os genes 18S rDNA, 28S rDNA, 16S rDNA ribossomal e Histona 3 foram amplificados e sequenciados. Os resultados obtidos foram comparados (ferramenta BLAST - Altschul *et al.* 1997) com as seqüências depositadas no GenBank do National Center for Biotechnology Information (NCBI - <http://www.ncbi.nih.gov>)

Para a realização da clonagem dos genes de interesse, o DNA genômico de cada indivíduo foi extraído com o kit QIAGEN. Em seguida, este DNA foi utilizado como DNA molde para a amplificação (PCR) da região 18S do rDNA, 28S rDNA e 16S rDNA ribossomal e Histona 3 (H3). Para tanto, foram usados primers específicos (Tabela 4). A reação de 25 uL continha 20 uL de água destilada; 2 uL de cada primer, 1 uL de DNA extraído e 1U do Kit PureTaq DNA polymerase (GE). As reações foram incubadas por diferentes tempos, ciclos e temperaturas de anelamento conforme a faixa de trabalho ótimo de cada par de primer. Em geral as PCRs seguiram o seguinte programa: a) desnaturação inicial - 94°C por 4 min.; b) 35 - 40 ciclos (94°C por 40 seg.; 46-55°C por 30 seg.; 72°C por 2 min.); c) extensão final - 72°C por 6 min. Em seguida, o produto da amplificação foi separado por eletroforese em gel de agarose SafeGel. Este procedimento teve como objetivo avaliar a eficiência/fidelidade do processo de amplificação, bem como quantificar o produto gerado.

Uma vez confirmado o sucesso da reação de PCR, o produto proveniente de todas as amplificações foi purificado por meio do kit QuaQuick PCR purification (QIAGEN). As amostras limpas foram quantificadas novamente por meio do aparelho nanodrop. Após purificação a região do DNA foi enviada para sequenciamento na empresa Macrogen (Coréia do Sul). As duas fitas dos fragmentos amplificados foram seqüenciadas com o mesmo conjunto de primers utilizados na amplificação por PCR.

**Tabela 4** Primers específicos utilizados para a ampliação das regiões 18S do rDNA, 28S rDNA, 16S rDNA ribossomal e Histona 3 de anelídeos.

Código	Gene	Bases	Direção	Sequência 5'-3'	Primers Padrões	Fonte
<b>G952</b>	18s	20	F	GCGAAAGCATTTGCCAAGMA	G944	1
<b>G951</b>	18s	20	R	GAGTCTCGTTCGTTATCGGA	G950	1
<b>G950</b>	18s	19	F	GTTCGATTCCGGAGAGGGA	G951	1
<b>G758</b>	28s (D1)	19	F	ACC CSC TGA AYT TAA GCA T	G1275	2
<b>G747</b>	18s	20	R	CGG TAT CTG ATC GTC TTC GA	G51	3
<b>G51</b>	18s	18	F	GGT TGA TCC TGC CAG TAG	G747	3
<b>G1275</b>	28s	20	R	TCG GAA GGA ACC AGC TAC TA	G758	4
<b>G944</b>	18S	24	R	TGA TCC TTC TGC AGG TTC ACC TAC	G952	5
<b>16Sar-L</b>	16s	20	F	CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT	16Sbr-H	6
<b>16Sbr-H</b>	16s	22	R	CCG GTC TGA ACT CAG ATC ACG T	16Sar-L	6
<b>H3f</b>	H3	23	F	ATG GTC CGT ACC AAG CAG AC(ACG) GC	H3r	7
<b>H3r</b>	H3	23	R	ATA TCC TT(AG) GGC AT(AG) AT(AG) GTG AC	H3f	7

Fonte: 1 – Cohen *et al.* (2004), 2 – Brown *et al.* (1999), 3 – Hillis e Dixon (1991), 4 – Markmann (2000), 5 - Stoeckle ([HTTP://www.coreocean.org](http://www.coreocean.org)), 6 – Cunningham *et al.* (1994), 7 – Colgan *et al.* (1998).

#### 2.4. Alinhamento e edição das seqüências

As seqüências de 28S, 18S, 16S e H3 foram alinhadas inicialmente utilizando o programa MAFFT 6.0 (Katoh e Toh, 2008) com função automática para seleção da estratégia de alinhamento conforme o tamanho da planilha de dados. O ajuste manual das seqüências foi feito pelo Jalview 11.0 (Waterhouse *et al.* 2009). Regiões com ambiguidades que não estavam alinhadas foram removidas.

A escolha do modelo evolutivo mais apropriado foi estimado pelo programa MEGA 4.0 (Tamura, 2007). O modelo mais apropriado foi selecionado baseado no AIC<sub>c</sub> (Critério de informação de Akaike corrigido) e mostrado na tabela 5. Após a escolha do melhor modelo as sequencias alinhadas foram contatenadas pelo programa Geneious 5.5.3. Pro.

**Tabela 5** Modelos usados para cada uma das quatro partições (genes). GTR, modelo geral de tempo-reverso; K2 modelo de Kimura dois parâmetros (K80); G modelo adicional de substituição de heterogeneidade da taxas de evolução entre caracteres.

Gene	Modelo
18S	K2+G
28S	K2+G
16S	GTR+G
H3	K2+G

## 2.5. Análises filogenéticas

O conjunto de dados moleculares foi analisado com o uso de máxima verossimilhança (ML, *maximum likelihood*) e abordagem Bayesianas (IB, inferência bayesiana).

As análises filogenéticas foram conduzidas com aplicação da Máxima Verossimilhança (ML) com o programa raxmlGUI 1.0 (Silvestro e Michalak, 2011) para busca por *bootstrapping*. Análises de verossimilhança finais foram realizadas sob o modelo GTR + GAMMA. Foi executada uma abordagem de modelos mistos para otimizar os modelos de parâmetros para todas as quatro partições de genes. O suporte de *Bootstrap* foi estimado utilizando 10000 repetições.

As árvores estimadas para a interpretação da monofilia de Saccocirridae por inferência Bayesiana (IB) foram construídas usando o programa MrBayes 3.1.2 (Ronquist e Hueksenbeck, 2003). Os dados foram analisados sob os modelos evolutivos da tabela 2, para isso os parâmetros também foram otimizados para quatro particionamentos. As análises foram realizadas com duas corridas independentes de cada quatro cadeias (aquecimento  $T = 0,2$ ), mantendo as configurações padrão, busca aleatória de arvorés iniciais e árvores amostradas a cada 1000 gerações para  $10 \times 10^6$  gerações. A convergência das cadeias foi aceita para  $p < 0,01$ . Os primeiros 25% das árvores amostradas foram descartados como *burn-in*. As árvores

restantes foram utilizados para construir a árvore de consenso de maioria e plotar as probabilidades posteriores.

Foram obtidas uma árvore de consenso de maioria a partir das 1000 árvores mais verossímeis e uma árvores de consenso obtidas por IB. Foram reconstruídas as histórias evolutivas dos caracteres morfológicos diagnósticos para Saccocirridae (Tabela 2 e 3) sobre as árvores de consenso. A reconstrução dos caracteres evolutivos foi feita com o uso do programa Mesquite v2.5 (Maddison e Maddison, 2008) com a função “*Trace characters history*” pelo método da parcimônia. Como modelo de evolução para as reconstruções de ML foi empregado o modelo de Parâmetro de Markov k-estado 1 (Mk1), com probabilidade igual para qualquer mudança de caráter.

## 2.6. Distribuição geográfica

Foram incluídas 32 espécies, entre as novas (OTUs) e aquelas já conhecidas. Para a geolocalização das espécies coletadas neste trabalho foram usados dados primários de GPS (Tabela 1) e para as espécies já descritas (Tabela 6), as ocorrências foram georeferenciadas com auxílio do site [www.getlatlon.com](http://www.getlatlon.com). Foram plotadas as localidades de ocorrência dos dois grupos, “*papillocercus*”, e “*krusadensis*”.

**Tabela 6** Espécies, localidade tipo, distribuição e referências consultadas para o georreferenciamento. Algumas referências foram revisadas por serem de localidades muito distantes da localidade tipo (revisão).

Espécie	Localidade tipo	Distribuição	Referências
<i>Saccocirrus papilocercus</i> Bobretzky, 1871	Sebastopol Bay, Russia (Baltic Sea, Europe)	English Channel (Plymouth, Isles of Scilly, North Wales). Irish Sea (Irish coast, North Wales). Mediterranean (Italy: Meloria; Spain: Valencia). Black Sea. Suez Channel. Madeira and Canary Islands	Bobretzky, 1871; Langerhans, 1880; Repiachoff, 1881; Pierantoni, 1906; Pierantoni, 1907; Gusjew a, 1929; Wu e Yang, 1962; Boaden, 1963; Jouin in Cabioch et al. 1968; Smigielski e Souplet, 1977; Magagnini, 1980; Purschke, 1990; Villora-Moreno, 1991; Dauvin et al, 2003; Mastepanova, 2004; Núñez et al., 2005; Jouin e Gambi, 2007; Abd-Elnaby, 2009
<i>Saccocirrus major</i> Pierantoni, 1907	Resina, Italy (Mediterranean)	Mediterranean (Italy. Spain: Chafarinas Isl.).	Pierantoni, 1907; Uchida and Okuda, 1953; Magagnini, 1980; Villora-Moreno, 1997; Jouin-Touldmond e Gambi, 2007
<i>Saccocirrus orientalis</i> Alikunhi, 1946	Madras, India (Indian ocean)	Indian Ocean (Madras, South Andaman, Kavarathi and Laccadive, India; Durban, South Africa)	Alikunhi, 1948; Jouin, 1975; Jouin e Rao, 1987
<i>Saccocirrus archibolli</i> Kirsteuer, 1967	Middle Bay, Dominica (Caribbean)	Caribbean (Dominica)	Kirsteuer, 1967
<i>Saccocirrus minor</i> Aiyar e Alikunhi, 1944	Madras Coast (India)	Indian Ocean (Coast of India); New South Wales, Australia	Aiyar e Alikunhi, 1944; Rao e Ganapati, 1966; Rao e Ganapati, 1967;; Jouin e Rao, 1987
<i>Saccocirrus pussicus</i> Du Bois-Reymond Marcus, 1948	São Sebastião, Santos (Brasil)	Brasil (São Sebastião, Santos)	Du Bois-Reymond Marcus, 1948
<i>Saccocirrus heterochaetus</i> Jouin, 1975	Amanzimtoti (Natal)	Eastern Africa (Amanzimtoti, Natal; Durban).	Jouin, 1975
<i>Saccocirrus parvus</i> Gerlach, 1953		Mediterranean (France: Aigues-Mortes, Marseille; Tunes: Nabeul; Tyrrhenian Sea; Spain: Valencia Gulf, Chafarinas Islands)	Gerlach, 1953; Gerlach, 1954; Delamare de Bouteville, 1954; Fize, 1963; Westheide, 1972; Villora-Moreno, 1991, Villora-Moreno , 1997
<i>Saccocirrus oahuensis</i> Baley-Brock, Dreyer e Brock, 2003	Hanauma Bay, O'ahu (Haw aii)	Hanauma Bay and Kamehameha Bay, O'ahu (Haw aii)	Baley-Brock, Dreyer e Brock, 2003
<i>Saccocirrus waianaensis</i> Baley-Brock, Dreyer e Brock, 2003	Barbers Point, O'ahu (Haw aii)	Barbers Point, O'ahu (Haw aii)	Baley-Brock, Dreyer e Brock, 2003
<i>Saccocirrus cirratus</i> Aiyar e Alikunhi, 1944	Madras Coast (India)	Indian Ocean (Coast of India)	Aiyar e Alikunhi, 1944; Rao e Ganapati, 1966; Rao e Ganapati, 1967;
<i>Saccocirrus krusadensis</i> Alikunhi, 1942	Krusadai Isl. (India)	India (Krusadai) , South Africa (Cape Town, Durban); French Polinesia (Moorea); New South Wales (Australia)	Alikunhi, 1942; Jouin, 1975; Jouin e Rao, 1987; Sasaki e Brown, 1983; Purschke, 1990
<i>Saccocirrus gabriellae</i> Du Bois-Reymond Marcus, 1946	Guarajá Beach (Santos, Brazil)	Brasil (Guarajá, Santos); Mar do Japão (revisão)	Du Bois-Reymond Marcus, 1946; Wu e Yang, 1962 ( <i>S. major</i> ); Mastepanova, 2004 (não contabilizada).



<i>Saccocirrus eroticus</i> Gray, 1969	Orcas Isl. (Washington, E. USA)	Orcas Isl. (Washington, E. USA)	Gray, 1969
<i>Saccocirrus labilis</i> Yamanishi, 1973	Tanabe Bay, Wakayama (Japan)	Tanabe Bay, Wakayama (Japan)	Yamanishi, 1973
<i>Saccocirrus sonomacus</i> Martin, 1977	California (E. America)	California (E. America); Galapagos (Bahía Academy, Santa Cruz)	Martin, 1977; Schmidt e Westheide, 1977; ; Salazar-Valejo e Lodon-Mesa, 2004
<i>Saccocirrus jouinae</i> Brown, 1981	New South Wales, Australia	New South Wales, Australia	Brown, 1981
<i>Saccocirrus tridentiger</i> Brown, 1981	New South Wales, Australia	New South Wales, Australia	Brown, 1981
<i>Saccocirrus uchidai</i> Sasaki, 1981	Hokkaido (North Japan)	Hokkaido (North Japan)	Sasaki, 1981; Sasaki e Brown, 1983
<i>Saccocirrus goodrichi</i> Jouin-Toulmond e Gambi, 2007	Gulf of Naples (Mediterranean)	Gulf of Naples (Mediterranean)	Jouin-Toulmond e Gambi, 2007
<i>Saccocirrus alanhongii</i> Baley-Brock, Dreyer e Brock, 2003	Wai'anae, O'ahu (Haw aii)	Wai'anae, O'ahu (Haw aii)	Baley-Brock, Dreyer e Brock, 2003

### 3. Resultados

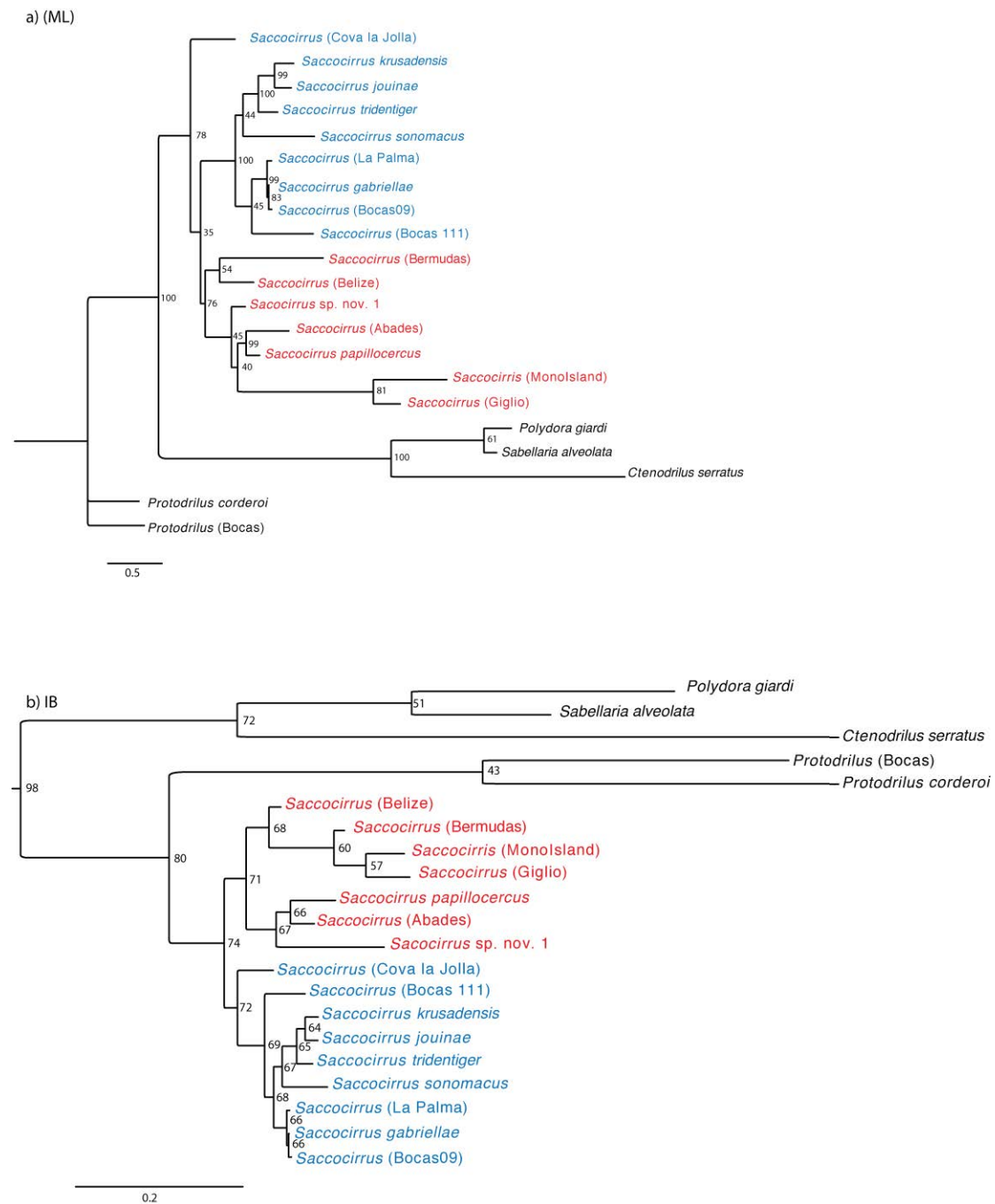
#### 3.1. Análises filogenéticas

As árvores de consenso de maioria geradas a partir de ML e IB são mostradas na Fig. 1. Para IB, duas árvores apresentaram mais de 95% de confiança para o conjunto de árvores amostradas. A monofilia da família Saccocirridae obteve suporte de ramo maior que 75% nas duas topologias. Ambas as topologias confirmam a monofilia dos grupos “*krusadensis*” e “*papillocercus*”. Entretanto, a relação de Saccocirridae com o grupo externo ainda permanece não resolvida. Para ambas as árvores, o suporte de ramo foi menor que 75%, e a provável posição da família Protodrilidae como grupo irmão obteve suporte somente para IB. Na ML, as duas espécies de *Protodrilus* formaram uma politomia junto ao ramo mais basal da topologia.

Na árvore obtida por ML, o grupo “*krusadensis*” foi parafilético, com o clado “*papillocercus*” como um grupo monofilético interno. Nesta topologia, a UTO *Saccocirrus* coletado em Cova La Jola foi basal as demais UTOs. A

espécie *Saccocirrus* sp. nov. 1 foi basal em relação a *Saccocirrus papillocercus* e as UTos coletados em Abades, Giglio, e Ilhas Mono (Ilhas Salomão). Para a árvore inferida por IB, os dois grupos foram monofiléticos e com suporte de ramos maior que 70%.

Alguns clados mais apicais foram consistentes para as duas filogenias (ML e IB). Para o grupo “*papillocercus*”, as espécies *Saccocirrus* (Mono Island), *Saccocirrus* (Giglio) formaram um clado (clado 1) bastante recorrente. No grupo “*krusadensis*”, dois clados foram consistentes: clado 2, que incluiu *Saccocirrus gabriellae*, *Saccocirrus* (La Palma) e *Saccocirrus* (Bocas09) e clado 3, que incluiu *Saccocirrus krusadensis*, *Saccocirrus tridentiger*, *Saccocirrus jouinae*. Ainda neste grupo, *Saccocirrus* (Cova La Jolla) sempre foi basal em relação aos demais representantes, e *Saccocirrus sonomacus* sempre basal em relação ao clado 3, entretanto com pouco suporte para IB.



**Fig. 1.** Topologias inferidas por consenso de maioria por máxima verossimilhança (a) e bayesiana (b) para quatro genes combinados e com o conjunto de dados particionados por genes. Suporte de ramos representados nos nodos. Família Saccocirridae representada pelos grupos “*krusadensis*” em azul e “*papilocercus*” em vermelho.

### 3.2. Reconstrução do estado ancestral

Os resultados da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres que inferem a divergência entre os grupos “*papillocercus*” e “*krusadensis*”, como é o caso da faringe muscular, banda ciliar médio-ventral, disposição da vesícula seminal e presença e tipos cerdas capilares, são mostrados para as filogenias obtidas por ML e IB nas Figs. 2, 3 e 4.

A presença de ampola na base dos palpos (caráter 27, Tabela 3), presença de parapódios (caráter 4), presença de notocerda (caráter 14), ausência de neurocerda (caráter 15) e disposição dorsal dos órgãos nucais (caráter 13) foram os estados ancestrais que obtiveram probabilidade maior de 95% no nodo ancestral para Saccocirridae (ML).

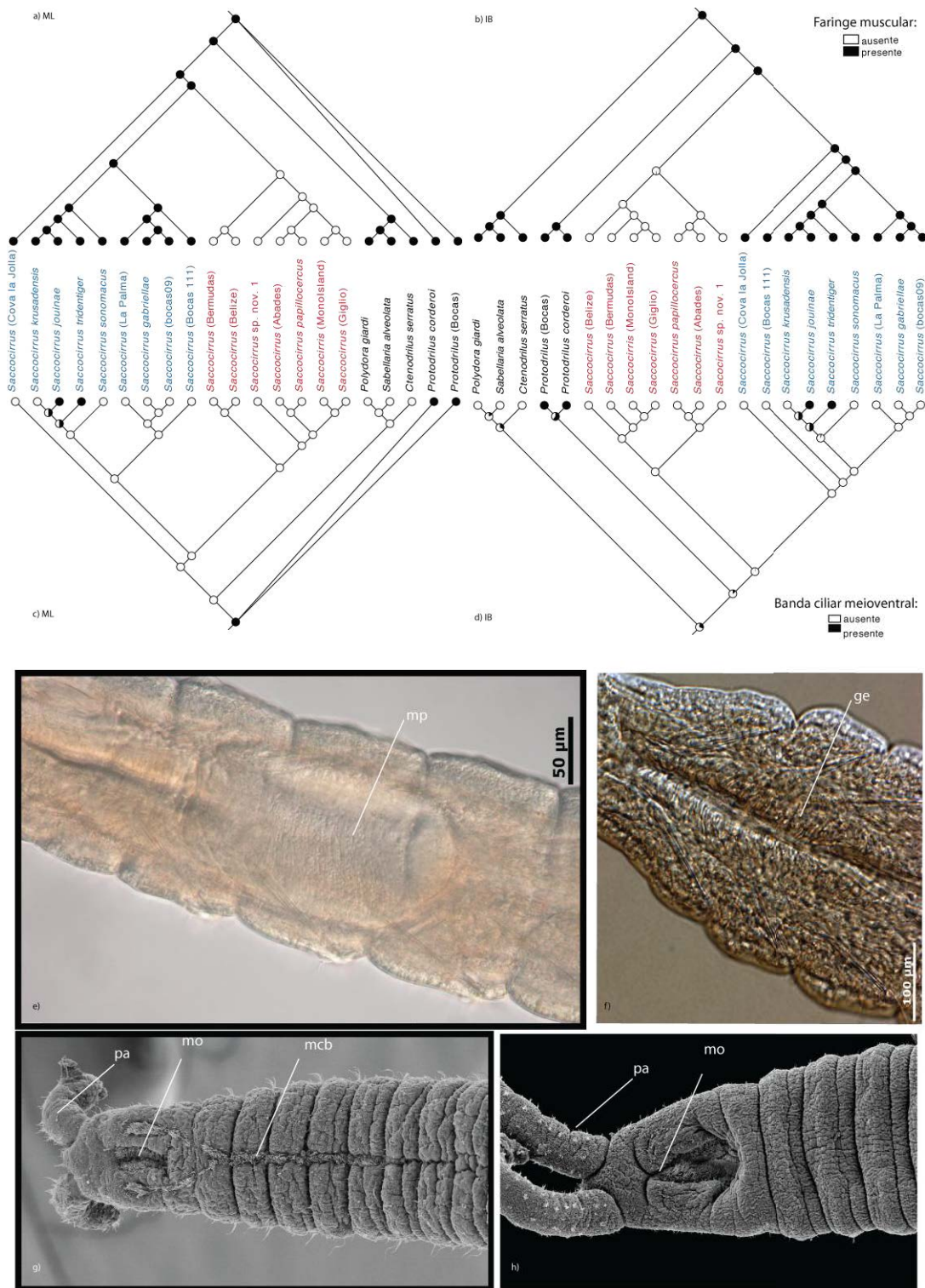
Nas topologias obtida por IB e ML a presença da faringe muscular (Fig. 2e, 2a, 2b) foi plesiomórfica para a família Saccocirridae, na medida em que já estava presente no grupo externo. A sua perda foi uma derivação para o grupo “*papillocercus*”.

A presença de ciliação ventral na região da boca no grupo “*krusadensis*” é comum a todos os representantes, entretanto a banda ciliar médio-ventral (Fig. 2g) está presente no gênero *Protodrilus* (grupo externo) e somente em três espécies consideradas nesta filogenia, *Saccocirrus krusadensis*, *S. tridentiger* e *S. jouinae*. Nas reconstruções obtidas para as duas topologias, a banda ciliar médio-ventral revelou ter passado por uma evolução múltipla, com a ausência sendo um estado basal para a família, com até 1 surgimentos na ML e na IB..

A monofilia do grupo “*krusadensis*” também foi suportada pela disposição unilateral da vesícula seminal (Fig. 3d) e pela presença de cerdas capilares bífidas (Fig. 3 e 4). Para a topologia obtida por ML, a disposição unilateral das vesículas seminais (Fig. 3b) presentes no grupo “*krusadensis*” obteve maior probabilidade para o estado ancestral da família Saccocirridae. Para a topologia obtida por IB, a disposição bilateral das vesículas seminais (Fig. 3c) presentes no grupo “*papillocercus*” obteve maior probabilidade para o estado ancestral da família Saccocirridae. Independentemente do estado ancestral deste caráter, eles foram congruentes para os dois grupos, vesículas seminais bilaterais em “*papillocercus*” e unilaterais em

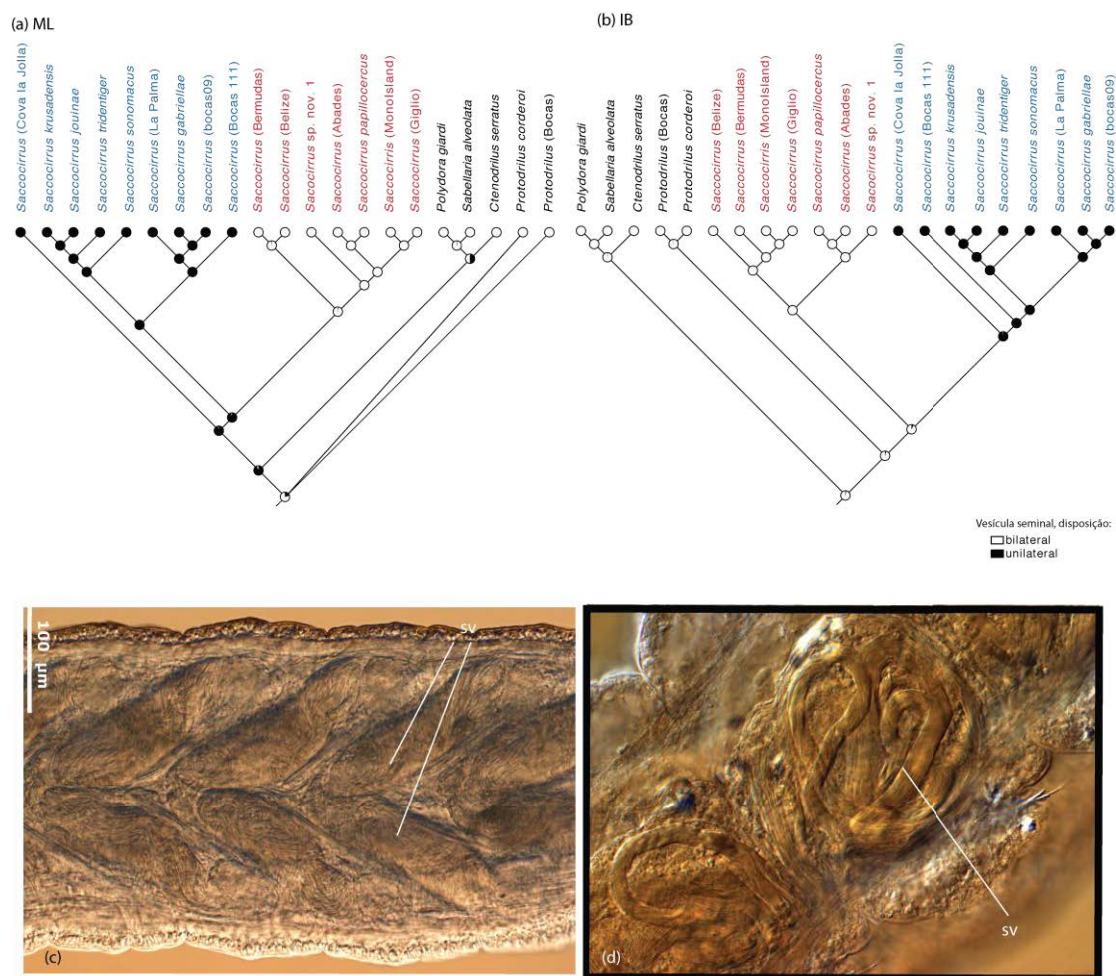
*“krusadensis”*.

Nas topologias obtidas por ML e IB, a presença de cerdas capilares foi plesiomórfica para a família Saccocirridae, pois já estava presente no grupo externo e a sua perda foi uma derivação para o grupo *“papillocercus”* (Figura 4c, 4d). Dentro do grupo *“krusadensis”*, o tipo de cerda lirada (bífida de lados iguais, figura 4e) foi uma plesiomorfia para as topologias obtida por ML e IB. A presença de cerda lirada desigual (Fig. 4f) revelou-se uma sinapomorfia para o grupo formado por *S. krusadensis*, *S. tridentiger* e *S. jouinae* (Fig. 4a e 4b).

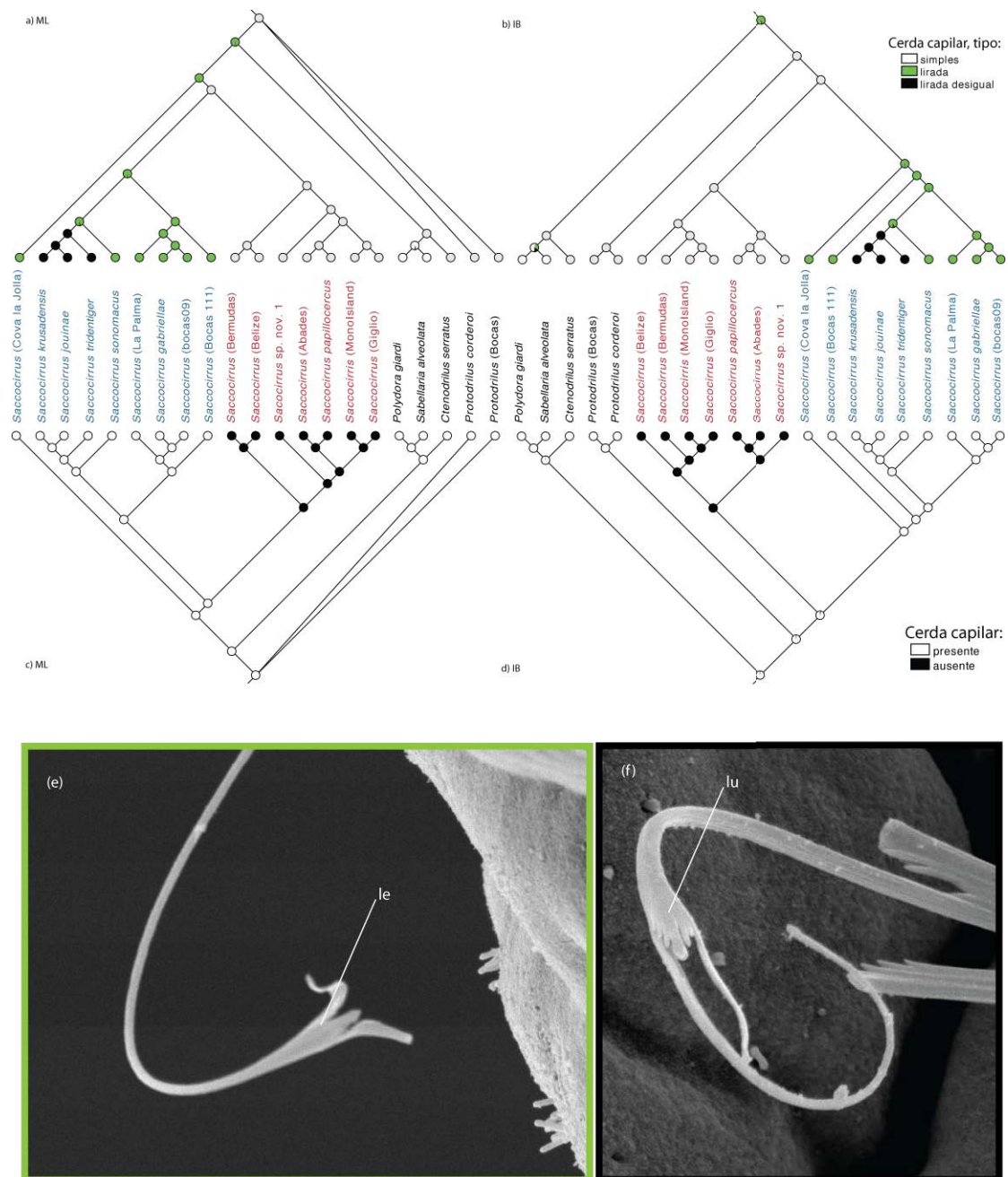


**Fig. 2.** Reconstrução do estado ancestral de Saccocirridae baseada em verossimilhança da (a-b) faringe muscular e (c-d) banda ciliar médio-ventral, sobre as árvores de consenso de maioria construídas por máxima verossimilhança (a, c) e inferência bayesiana (b, d). Microscopia ótica da faringe muscular (mp) de *Saccocirrus gabriellae* (e) e do esôfago granular (ge) da região anterior sem faringe muscular de *Saccocirrus* sp. nov. 1 (f). Microscopia eletrônica de varredura da banda ciliar médio-ventral (mcb) de *S. jouinae* (g) e da região anterior de *Saccocirrus* (Giglio) sem mcb (h), mostrando a boca (mo) e os palpos (pa). Em vermelho o grupo "papilocercus" e azul o grupo "krusadensis".





**Fig. 3.** Reconstrução do estado ancestral de Saccocirridae baseada em verossimilhança da vesícula seminal sobre as árvores de consenso de maioria construídas por máxima verossimilhança (a) e inferência bayesiana (b). Microscopia optica da vesícula seminal (sv) de *Saccocirrus* sp. nov. 1 (c) e da vesícula seminal do lado esquerdo *Saccocirrus krusadensis* (d). Em vermelho o grupo “*papilocercus*” e azul o grupo “*krusadensis*”.



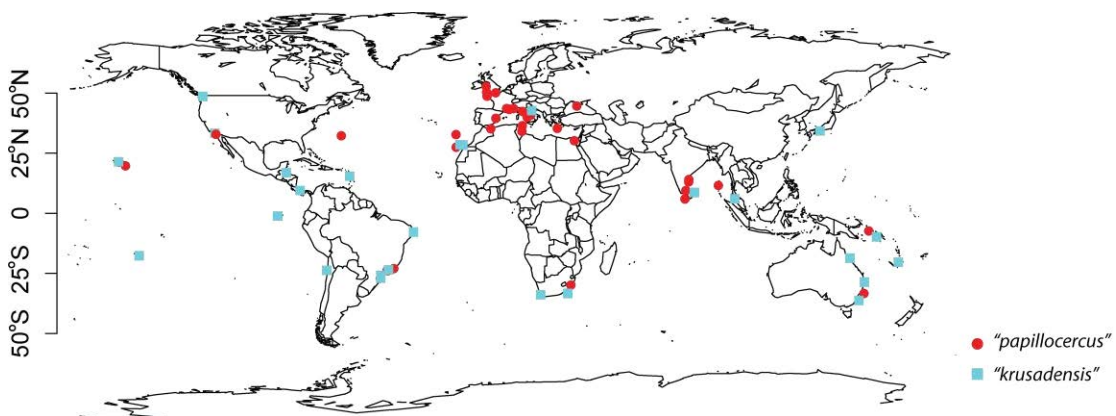
**Fig. 4.** Reconstrução do estado ancestral de Saccocirridae baseada em verossimilhança do (a-b) tipo de cerdas capilares e (c-d) da presença de cerdas capilares sobre as árvores de consenso de maioria construídas por máxima verossimilhança (a, c) e inferência bayesiana (b, d). Microscopia eletrônica de varredura da cerca lirate de lados iguais (le) de *Saccocirrus sonomacus* (e) e da cerca lirate com lados desiguais (lu) de *Saccocirrus tridentiger* (f). Em vermelho o grupo “*papillocercus*” e azul o grupo “*krusadensis*”.



### 3.3. Distribuição geográfica

A distribuição dos grupos “*papillocercus*” e “*krusadensis*” é mostrada na Fig. 5. O padrão de distribuição global apresentado neste levantamento mostrou uma ampla distribuição geográfica longitudinal para os dois grupos.

As espécies de *Saccocirrus* pertencentes ao grupo *papillocercus* estão distribuídas principalmente no Mar Mediterrâneo e Mar do Norte, ao longo da costa da Europa. A distribuição de *Saccocirrus* evidencia um gradiente latitudinal da diversidade de *Saccocirrus*, com clara diminuição em direção aos pólos. Esta distribuição pode ser explicada pela maior capacitação taxonômica na Europa e também pela presença de habitats ideais para o grupo, neste caso, praias de areia grossa.



**Fig. 5.** Distribuição dos grupos “*papillocercus*” e “*krusadensis*” com base nos registros das tabelas 1 e 4.

## 4. Discussão

### 4.1. Análise Filogenética

A relação dos Saccocirridae com o grupo externo não foi consistente. Para ML o suporte de ramo foi de 100% para o relacionamento de grupo irmão com o clado *Polydora giardi*, *Sabellaria alveolata* e *Ctenodrilus serratus*. A provável posição da família Protodrilidae como grupo irmão teve suporte apenas na topologias obtida por IB. Os dois grupos *krusadensis* e *papillocercus* foram recuperados de forma consistente nas análises filogenéticas construídas por ML e IB, incluindo também as espécies novas. Para a ML, o grupo “*papillocercus*” foi monofilético, sendo o grupo um clado derivado dentro do grupo *krusadensis*. Nesta topologia, *Saccocirrus* (Cova La Jolla) foi basal a todos os representantes da família. *Saccocirrus* (Monol Island) e *Saccocirrus* (Giglio) e foram recorrentes dentro do grupo “*papillocercus*”, *Saccocirrus gabriellae*, *Saccocirrus* (La Palma) e *Saccocirrus* (Bocas09) e o clado - *Saccocirrus krusadensis*, *Saccocirrus tridentiger*, *Saccocirrus jouinae* e *Saccocirrus* (Bocas 111) foram recorrentes dentro do grupo “*krusadensis*”.

A monofilia da família Saccocirridae foi consistente para as filogenias construídas por ML e IB. As topologias obtidas por dados moleculares corroboraram as sinapomorfias propostas pelo estudo morfológico de Purschke e Jouin (1988): presença de um pequeno prostômio com dois palpos longos com canais centrais e ampola basal, pequenos parapódios notopodiais, presença de vesículas seminais e pênis em machos, ovidutos e espermatecas em fêmeas e transferência de esperma por copulação.

A inclusão das famílias Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae na ordem monofilética Protodrilida é fundamentada somente por abordagens morfológicas (Purschke e Jouin, 1988; Rouse e Fauchald 1997, Rouse e Pleijel 2001). Dentro da ordem Protodrilida, Protodrilidae foi agrupado como grupo irmão de Saccocirridae por sinapomorfias como: presença de canais internos dos palpos conectados por trás do gânglio cerebral, faringe muscular ventral, larva com processos eversíveis e fertilização interna (Purschke e Jouin, 1988). A ausência de um relacionamento robusto para *Protodrilus* e

*Saccocirrus* constatada nas filogenias moleculares ainda deve ser reavaliada, merecendo a inclusão de mais terminais de grupos internos de Protodrilida (*Protodriloides* e *Parenterodrilus*). Abordagens moleculares que consideraram as relações filogenéticas dentro do filo Annelida posicionaram a ordem Protodrilida como basal na radiação dos anelídeos (Struck *et al.* 2011; Struck 2011). A decisão destes autores em manter o clado basal aos demais Annelida foi a *posteriori* e baseada em resultados de estudos moleculares pretéritos (Struck *et al.* 2007, 2008; Zrzavy *et al.* 2009; Dordel *et al.* 2010).

#### 4.2. Reconstrução do estado ancestral

A congruência das topologias moleculares com os grupos morfológicos elucidou o significado sistemático e a interpretação dos estados ancestrais dos caracteres utilizados para a definição de “*papillocercus*” e “*krusadensis*”. Todos os caracteres morfológicos utilizados para definir os grupos (*papillocercus*: ausência de faringe muscular, ausência de ciliação ventral, gônadas bilaterais, notocerca longa e *krusadensis*: faringe muscular, ciliação ventral, gônadas unilaterais, cerda longa 'lirada') apresentaram aderência à filogenia molecular. A reconstrução do estado ancestral da faringe muscular corrobora o arranjo morfológico proposto por Purschke e Jouin (1988), Jouin e Gambi (2007) e Sasaki e Brown (1983), que consideram que a presença de faringe muscular no “grupo *krusadensis*” e outros gêneros de Protodrilida (*Protodrilius* e *Protodriloides*) deve ser considerada, em *Saccocirrus*, como uma plesiomorfia.

Entretanto, a plesiomorfia da banda ciliar médio-ventral deve ser analisada com mais cautela. A visão corrente sobre a origem e evolução dos poliquetas intersticiais é baseada em hipóteses de linhagens derivadas que passaram por processos de transição gradual de um tamanho maior para um menor ou sofreram progênese, com maturação nos estágios de larva ou juvenil (Westheide, 1987, Worsaae e Kristensen, 2005). Caracteres plesiomórficos como a presença de bandas e ciliação ventral ao longo do corpo foram interpretados como retenções de um estágio ancestral larval (ver Westheide, 1987, Sasaki e Brown, 1983). Sasaki e Brown (1983)

mostraram que a banda ciliar médio-ventral em *Saccocirrus uchidai* sofre uma regressão desde o pós-larva até o estágio adulto.

A presença de ciliação ventral na região da boca no grupo “*krusadensis*” é comum à todos os representantes (Brown 1981, Jouin e Gambi 2007), mas a banda ciliar médio-ventral está presente somente no gênero *Protodrilus* (grupo externo), e em três espécies (*Saccocirrus krusadensis*, *S. tridentiger* e *S. jouinae*) do grupo “*krusadensis*” consideradas nesta filogenia. Os representantes do grupo “*krusadensis*” com banda ciliar médio-ventral foram derivados dentro de Saccocirridae, e a reconstrução do estado ancestral deste caráter foi considerada homoplástica nas filogenias moleculares realizadas. As implicações desta codificação, da ausência da banda meio-ventral como uma plesiomorfia para Saccocirridae, diferem das interpretações morfológicas de Purschke e Jouin (1988) Jouin e Gambi (2007) e Sasaki e Brown (1983).

A presença da faringe muscular aparece como plesiomórfica para a família Saccocirridae, e a sua perda foi uma derivação para o grupo “*papillocercus*”. A faringe muscular ventral pode apresentar uma elevada plasticidade dentro de famílias, como observado por Orrhage (1964 e 1973) em espionídeos.

A monofilia do grupo “*krusadensis*” também foi suportada pela disposição unilateral da vesícula. A disposição bilateral das vesículas seminais presentes no grupo “*papillocercus*” foi mais provável como o estado ancestral da família Saccocirridae, e a disposição unilateral no lado esquerdo, uma apomorfia para o grupo “*krusadensis*”. Os sacocirrídeos possuem uma alta adaptação reprodutiva para habitar os espaços intersticiais (Westheide, 1984). A transferência direta de esperma por fertilização interna com órgãos copulatórios específicos, como pênis na maioria dos *Saccocirrus* e o gancho genital em *S. heterochaetus* (Jouin, 1975), a ovoviparidade reportada para *S. burcheli* (Silberbauer, 1969) e em *Saccocirrus* (Bocas111), são caracteres potenciais para uma adequada interpretação da radiação dos sacocirrídeos.

A presença de cerdas capilares foi plesiomórfica para a família Saccocirridae, e a sua perda foi uma derivação para o grupo “*papillocercus*”. A cerda longa do grupo “*papillocercus*” foi interpretada pela codificação de caráter como uma forma espinhosa, pois possui um diâmetro maior com uma

terminação mais robusta, chamada de curta forcada (do inglês, *short prongs*) por Jouin e Gambi (2007). A reconstrução dos tipos de cerdas capilares foi consistente para o grupo "*krusadensis*". As cerdas liradas foram sinapomórficas para o "*krusadensis*", com a cerda lirada desigual surgindo uma vez. Microscopia eletrônica de varredura revelou um terceiro dente em todas as cerdas capilares do grupo "*krusadensis*", e neste caso a restrição da cerda tridentada somente a *S. tridentiger* (Brown, 1981) foi descartada na codificação da matriz de caracteres utilizada.

As reconstruções dos caracteres ancestrais foram congruentes para a faringe muscular, banda ciliar médio-ventral e as cerdas capilares, e reforçam a hipótese dos grupos morfo-funcionais *krusadensis* e *papillocercus* já reconhecidos convencionalmente para os Saccocirridae. Estes resultados reforçam as interpretações morfológicas e podem fundamentar a proposição de dois gêneros dentro da família Saccocirridae. Este novo arranjo taxonômico deverá ser formalmente proposto em um trabalho de revisão publicado dentro das normas do Código de Nomenclatura Zoológica.

O grupo "*krusadensis*" normalmente ocorre no sublitoral e mesolitoral de recifes e costões rochosos (ver Brown 1981; Du Boys-Reimond Marcus 1946) e suas espécies são classificadas como detritívoras e raspadoras de bactérias e diatomáceas (Du Boys-Reimond Marcus 1946; Jouin e Gambi, 2007). O grupo "*papillocercus*" normalmente ocorre no mesolitoral de praias arenosas tropicais com alta hidrodinâmica (Du Boys-Reimond Marcus 1948). Uma faringe muscular para a obtenção de matéria orgânica de pequenas dimensões e a presença de cílios ventrais para auxiliar na coleta de partículas são caracteres necessários para o sucesso adaptativo de detritívoros e raspadores, provavelmente selecionados na história evolutiva do clado "*krusadensis*". Da mesma maneira, cerdas capilares liradas longas não seriam adaptativas para a vida em ambientes de alta energia, pois podem se desgastar e quebrar, como no caso do clado "*papillocercus*".

Sasaki e Brown (1983) descreveram a morfologia das trocóforas desses dois grupos: em *S. papillocercus*, a trocófora tem pseudocerda e faltam processos orais, enquanto que as trocóforas de várias espécies do "grupo *krusadensis*" possuem processos orais extensíveis e não possuem pseudocerda. Os processos orais são típicos e constantes em larvas

trocóforas natantes para todas as espécies de *Protodrilus*, um gênero com faringe muscular.

#### 4.3. Distribuição geográfica

Sacocirrídeos são anelídeos intersticiais que habitam areias grossas de águas rasas e tropicais. Um padrão de distribuição latitudinal com uma riqueza máxima de espécies estimado para a região tropical tem sido comumente reportado para diversos grupos marinhos (Huston, 1994). Os maiores valores de diversidade foram registrados entre 0° e 30° N. Estas latitudes correspondem à região tropical (Equador) e subtropical norte (Trópico de Câncer). O fato das proximidades do Trópico de Capricórnio apresentarem uma diversidade mais baixa do que aquelas do Trópico de Câncer pode dever-se ao maior esforço amostral no Mar Mediterrâneo e Atlântico Norte (Tabela 3) ou ao fato destas áreas serem proporcionalmente muito mais recortadas, com maior extensão linear de áreas litorâneas.

As presentes análises filogenéticas claramente suportaram os ramos associados a características morfo-funcionais, reconhecidos anteriormente pela taxonomia convencional. Diferenças significativas entre grupos são consistentes entre espécies com gônadas bilaterais (*papillocercus*) e espécies com gônadas somente em um lado do corpo (*krusadensis*). Nos adultos, estas diferenças são observadas nas cerdas, na ciliação ventral e na presença ou ausência de faringe muscular.

No entanto, não foram sustentados os padrões longitudinais de distribuição, antes propostos por Gray (1969), Jouin (1971), Brown (1981) e Jouin e Gambi (2007) que haviam indicado para o grupo "*krusadensis*" uma distribuição preferencial no Indo-Pacífico.

As explicações propostas para a atual distribuição dos sacocirrídeos, seja por vicariância associada à distribuição gondwânica (Sterrer 1973) ou por especiação simpátrica de grupos tetianos relictos (Gerlach 1977), parecem mutuamente excludentes. As diferenças entre os dois grupos e seus respectivos padrões de distribuição sugerem de fato que uma separação

evolutiva ocorreu antes da formação do Atlântico, pois as espécies do clado *krusadensis* também se mostraram amplamente distribuídas nas presentes análises geoespaciais. Hipóteses de especiação simpátrica de grupos tetianos relictos (correspondendo ao atual Mediterrâneo) com a formação de novos nichos ecológicos (Sterrer, 1973, Giere, 2009) podem assim explicar o padrão cosmopolita dos grupos mais basais *krusadensis* e *papillocercus*. O presumido cosmopolitismo de animais normalmente sem estágios larvais ou com larvas com tempo de permanência curto na coluna d'água e incapazes de nadar ativamente na coluna d'água, foi historicamente conhecido como o paradoxo da meiofauna (Giere 1993). Quando técnicas de observação mais refinadas foram empregadas, foi possível demonstrar que muitas destas espécies “cosmopolitas” representavam de fato complexos de espécies morfológicamente muito semelhantes e com distribuições disjuntas (Westheide e Rieger, 1987). Por fim, mesmo complexos de espécies crípticas, indistinguíveis morfológicamente, vem sendo desdobrados (Todaro et al 1996; Westheide e Haß-Cordes 2001).

Entretanto, a especiação simpátrica não exclui a vicariância como uma explicação para o padrão de distribuição atual dos clados mais derivados 1, 2 e 3. Por outro lado, a dispersão não deve ser vista como um processo determinante dos atuais padrões de distribuição. Os *Saccocirrus*, em sua maioria com estágio larval livre natante, com curto período de duração na coluna d'água (larvas lecitotróficas) estão limitados a ambientes praias tropicais de areias grossas, sempre rasos. *Saccocirrus waianaensis* Bailey-Brock, Dreyer e Brock 2003 é a espécie do grupo registrada em maiores profundidades, a 33 metros, no Havaí. Os processos de especiação destes clados mais apicais estão portanto condicionados à origem e formação de ambientes deposicionais rasos, muito separados por vastas áreas oceânicas profundas. Neste caso, os processos de vicariância seriam uma explicação mais parcimoniosa para explicar a atual distribuição das espécies.

## 5. Conclusões

Os sacocirrídeos são anelídeos intersticiais que habitam areias grossas de águas rasas e tropicais. A reconstrução filogenética dos

caracteres ancestrais e a distribuição geográfica mostraram que os Saccocirridae são formados por dois clados que ocorrem preferencialmente em latitudes tropicais. A filogenia molecular, congruente para a faringe muscular, banda ciliar médio-ventral e as cerdas capilares, não refutou a hipótese da validade dos dois grupos morfo-funcionais *krusadensis* e *papillocercus*. Estes resultados podem sugerir a proposição de dois gêneros dentro da família Saccocirridae, que deverá ser formalmente proposta em um trabalho de revisão publicado dentro das normas do Código de Nomenclatura Zoológica. Foi corroborada a visão de que a faringe muscular e a ciliação ventral seriam plesiomórficas (Sasaki e Brown, 1983, Westheide, 1987, Jouin & Gambi, 2007). O grupo *krusadensis*, antes considerado restrito ao Indo-Pacífico, também se mostrou amplamente distribuído.. A ampla distribuição dos grupos mais basais, *krusadensis* e *papillocercus*, pode ser explicada por especiação simpátrica de grupos tetianos relictos (correspondendo ao atual Mediterrâneo) com a formação de novos nichos ecológicos (Sterrer, 1973, Giere, 2009). No entanto, os processos de vicariância seriam uma explicação mais parcimoniosa para clados mais apicais (1, 2 e 3), formados por espécies separadas por vastas áreas oceânicas. Estas hipóteses biogeográficas deverão ser formalmente testadas com abordagens analíticas apropriadas.



## Referências

- Abd-Elnaby, F.A., 2009. New records from the south part of Suez Canal, Egypt. *World J. Fish & Marine Sci.* 1(1), 07-19.
- Aiyar, R.G., Alikunhi, K.H., 1944. On some archiannelids of the Madras Coast. *Proc. Natl. Inst. Sci. India* 10 (1), 113-140.
- Alikunhi, K.H., 1946. On a new species of *Saccocirrus* from the Madras Beach. *Curr. Sci. (Bangalore)* 15,149.
- Altschul, S. F., Madden, T.L., Schäffer, A.A., Zhang, J., Zhang, Z., Miller, W., Lipman, D.J., (1997). Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Res.* 25, 3389-3402.
- Bailey-Brock JH, Dreyer J, Brock RE (2003) Three new species of *Saccocirrus* (Polychaeta: Saccocirridae) from Hawai'i. *Pacific Science* 57: 463-478.
- Barnes, D.K.A., 2002. Invasions by marine life on plastic debris. *Nature* 416:808-809.
- Brasil, ADR. 2009. Distribuição dos poliquetas intersticiais nas praias do Forno (Arraial do Cabo) e Itaipu (Niterói) no litoral do Rio de Janeiro, Brasil. Monografia de conclusão de curso. Universidade Federal Fluminense.
- Boaden, P.J.S., 1963. The interstitial fauna of some New Wales beaches. *J. Mar. Bio. Ass. U.K.* 43, 79-96.
- Bobretzky, N.V., 1872. *Saccocirrus papillocerus*, n. gen., n. sp. Tip' novago semeistra annelid. *Sravmitel'no-Anatomichskii obcherk. Mem. Kiev. Univ. Odsch. Estest. Zapisky* 2,211-259.
- Brown, R., 1981. Saccocirridae (Annelida: Archiannelida) from the central coast of New South Wales. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 32,439-456.
- Colgan, D.J., McLauchlan, A., Wilson, G.D.F., Livingston, S.P., Edgecombe, G.D., Macaranas, J., Cassis, G., Gray, M.R., 1998. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Aust. J. Zool.* 46, 419-437.

- Di Domenico M., Lana P.C., Garraffoni A.R.S., 2009. Distribution patterns of interstitial polychaetes in sandy beaches of southern Brazil. *Mar. Ecol.* 30,47-62.
- Dordel J., Fisse F., Purschke G., Struck T.H., 2010. Phylogenetic position of Sipuncula derived from multi-gene and phylogenomic data and its implication for the evolution of segmentation. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 48,197-207.
- Du Bois-Reymond Marcus, E., 1946. On a New Archeannelid, *Saccocirrus gabriellae*, from Brazil. *Comun. Zool. Mus. Hist. Nat. Montev.* 37(2),1-11.
- Du Bois-Reymond Marcus, E., 1948. Further archiannelids from Brazil. *Comun. Zool. Mus. Hist. Nat. Montev.* 2,1-22.
- Gerlach S.A., 1977. Means of meiofauna dispersal. In: Sterrer W, Ax P (eds) *The meiofauna species in time and space. Mikrofauna Meeresbod* 61, 89-103.
- Giere, O., 2009. *Meiobenthology, the Microscopic Fauna in Aquatic Sediments*. 2nd. Springer-Verlag, Berlin.
- Gray, J.S.A., 1969. New species of *Saccocirrus* (Archiannelida) from the West Coast of North America. *Pac. Sci.* 23,238-251.
- Gusjewa, S., 1929. Zur Kenntnis von *Saccocirrus*. *Zool. Anz. Bd.* 84, 151-157.
- Hillis, D.M., Dixon, M.J., (1991). Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. *Q. Rev. Biol.* 66: 411-453.
- Huston, M.A., 1994. *Biological diversity - the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press, New York.
- Ingólfsson A., 1995. Floating clumps of seaweed around Iceland: natural microcosms and a means of dispersal for shore fauna. *Mar. Biol.* 122,13 - 21.
- Jouin, C., 1971. Status of the knowledge of the systematics and ecology of Archiannelida. *Smithson. Contrib. Zool.* 76,47-56.
- Jouin, C., 1975. Étude de quelques Archiannélides des côtes d'Afrique du Sud: Description de *Saccocirrus heterochaetus* n. sp. (Archiannélide, Saccocirridae). *Cah. Biol. Mar.* 16,97-110.
- Jouin, C., Gambi, C., 2007. Description of *Saccocirrus goodrichi* sp. nov. (Annelida: Polychaeta: Saccocirridae), a new Mediterranean species

- and new data on the chaetae of *S. papillocercus* and *S. major*. Cah. Biol. Mar. 48, 381-390.
- Jouin C., Rao G.C., 1987. Morphological studies on some Polygordiidae and Saccocirridae (Polychaeta) from the Indian Ocean. Cah. Biol. Mar. 28, 389-402.
- Katoh K., Toh, H. 2008. Recent developments in the MAFFT multiple sequence alignment program. Brief. Bioinform. 9(4): 286-298.
- Kirsteuer, E., 1967. Bredin-Archbold- Smithsonian biological survey of Domini- ca. 3. Marine archiannelids from Domini- ca. Proc. U.S. Natl. Mus. 123 (3610), 1-6.
- Langerhans, P., 1880. Die Wurffauna von Madeira. Zeilschrift f. wiss. Zool. Bd. 34, 88-143.
- Maddison, W.P., Maddison, D.R., 2009. Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis. Version 2.71. <<http://mesquiteproject.org>>.
- Martin, G.G., 1977 *Saccocirrus sonomacus* sp. nov., a new archiannelid from California. T. Am. Microsc. Soc., 96, 97-103.
- Mastepanova, E.A., 2004. Interstitial polychaetes of the seas of Russia. Invertebrate Zoology, 1(1), 59-64. (in Russian)
- Núñez, J., Brito, M.C., Docoito, J.R., 2005 Anélidos poliquetos de Canarias: Catálogo de especies, distribución y hábitats. Vieraes 33, 297-321.
- Orrhage, L., 1964. Anatomische und morphologische Studien fiber die Polychaetenfamilie Spionidae, Disomidae and Poecilochaet- idae. Zool. Bidr. Uppsala 36, 335-405.
- Orrhage, L., 1974. Über die Anatomie, Histologie und Verwandtschaft der Apistobranchidae (Polychaeta Sedentaria) nebst Bemerkungen tiber die Systematische Stellung der Archianneliden. Z. Morph. Ökol. Tiere, 79, 1-45.
- Pierantoni, U., 1907. Il genere Saccocirrus Bobretzky e le sue specie. Ann. R. Mus. Zool. R. Univ. Napoli 2, 1-11.
- Purschke, G., 1990. Comparative electron microscopic investigation of the nuchal organs in *Protodriloides*, *Protodrilus* and *Saccocirrus* (Annelida, Polychaeta). Can. J. Zool. 68, 325-338.
- Purschke, G., Jouin, C., 1988. Anatomy and ultrastructure of the ventral pharyngeal organs of *Saccocirrus* (Saccocirridae) and *Protodriloides*

- (Protodriloidae fam. n.) with remarks on the phylogenetic relationships within the Protodrilida (Annelida: Polychaeta). J. Zool. 215, 405-432.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Rouse, G.W., Pleijel, F., 2001. Polychaetes. London: Oxford University Press.
- Repiachoff, von W., 1881. Zur Entwicklungsgeschichte des *Polygordius flavocapitatus* Uljan. und *Saccocirrus papillocercus* Bobr. Zool. Anz. 73-100, 518 - 520.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics, 19,1572-1574.
- Rouse, G. W., Fauchald. K., 1997. Cladistics and polychaetes. Zool. Scr. 26 (2), 139-204.
- Rosenzweig, M.L., 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge: Cambridge University Press.
- Sasaki, S., 1981. A new species of the genus (Archiannelida) from Hokkaido, northern Japan. Annot. Zool. Jpn. 54 (4), 259-266.
- Sasaki S., Brown R., 1983. Larval development of *Saccocirrus uchidai* from Hokkaido, Japan and *Saccocirrus krusadensis* from New South Wales, Australia (Archiannelida, Saccocirridae). Annotationes Zoologicae Japonenses 56, 299-314.
- Silberbauer, B.I., 1969. Archiannelids of the genus *Saccocirrus* from southern Africa. Trans. R. Soc. S. Afr. 38 (2),165-182.
- Silvestro, D., Michalak, I., 2011. raxmlGUI: a graphical front-end for RAXML. Org Divers Evol. DOI: 10.1007/s13127-011-0056-0.
- Stamatakis, A., Hoover, P., Rougemont, J., (2008). A rapid bootstrap algorithm for the RAXML web servers. Systematic Biology, 57, 758 - 771.
- Sterr, W. 1973. Plate tectonics as mechanism for dispersal and speciation in interstitial sand fauna. Syst. Zool. , 21, 151-173.
- Struck, TH., 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. J. Zool. Syst. Evol. Res. Research 48,197-207.
- Struck, T.H., Schult, N., Kusen, T., Hickman, E., Bleidorn, C., McHugh, D., Halanych, K.M., 2007. Annelida phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evolut. Biol. 7, 57.

- Struck, T.H., Nesnidal, M.P., Purschke, G., Halanych, K.M., 2008. Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). *Mol. Phylogenet. Evol.* 48, 628-645.
- Struck, T.H., Paul, C., Hill N., Hartmann, S., Hösel, C., Kube, M., Lieb, B., Meyer, A., Tiedemann, R., Purschke, G., Bleidorn, C., 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471, 95-98.
- Tamura K., Dudley J., Nei M., and Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Mol. Biol. Evol.* 24,1596-1599.
- Todaro, M.A., Fleeger, J.W., Hu, Y.P., Hrinkevich, A.W., Foltz, D.W., 1996. Are meiofaunal species cosmopolitan? Morphological and molecular analysis of *Xenotrichula intermedia* (Gastrotricha: Chaetonotida). *Mar. Biol.* 125, 735-742.
- Uchida, T., Okuda, S. 1953. Notes on an archiannelid, *Saccocirrus major*. *Journal Of The Faculty Of Science Hokkaido University Series Vi. Zoology*, 11(2), 175-181.
- Villora-Moreno, S. 1997. Environmental heterogeneity and the biodiversity of interstitial polychaeta. *Bull. Mar. Sci.* 60, 494-501.
- Villora-Moreno, S., Capaccioni-Azzati, R., Garcia-Carrascosa, A.M., 1991. Meiobenthos of sandy beaches from the Gulf of Valencia (Western Mediterranean): ecology of interstitial polychaetes. *Bull. Mar. Sci.* 48, 376-385.
- Waterhouse, A.M., Procter, J.B., Martin, D.M.A, Clamp, M. and Barton, G. J. 2009. Jalview Version 2 - a multiple sequence alignment editor and analysis workbench. *Bioinformatics* 25 (9), 1189-1191.
- Westheide, W., 1997. The direction of evolution within the Polychaeta. *J. Nat. Hist.* 31, 1-15.
- Westheide, W., 2008. *Polychaetes: Interstitial Families*. 1ed. London, Publ. The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Science Association.
- Westheide, W., Haß-Cordes, E., 2001. Molecular taxonomy: description of a cryptic *Petitia* species (Polychaeta: Syllidae) from the island of Maheé (Seychelles, Indian Ocean) using RAPD markers and ITS2 sequences. *J*

- Zool. Syst. Evol. Res. 39, 103-111.
- Westheide, W., Rieger, R.M., 1987. Systematics of the *Microphthalmus listensis* species-group (Polychaeta: Hesionidae): facts and concepts for reconstruction of phylogeny and speciation. Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch 25,12-39.
- Worsaae, K., Kristensen, R.M., 2005. Evolution of interstitial Polychaeta (Annelida). Hydrobiologia, 535/536, 319-340.
- Wu, B.L., Yang, D.J., 1962. The taxonomy and distribution of the genus *Saccocirrus* Bobretzky (Archiannelida). (Russian abstract). Oceanologica and Limnologia Sinica, 4,169-179.
- Yamanishi, R., 1973. A new species of *Saccocirrus* (Archiannelida) in Japan. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 21 (2), 73-76.
- Zrzavy, J., Riha, P., Pialek, L., Janouskovec, J., 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evol. Biol. 9, 189.

**FILOGENIA E RECONSTRUÇÃO DOS ESTADOS ANCESTRAIS DOS  
CARACTERES MORFOLÓGICOS DE *PROTODRILUS* (PROTODRILIDAE)**

Capítulo formatado para a revista-alvo, *Molecular Phylogenetics and Evolution*.

Autores: Alejandro Martinez, Maikon Di Domenico, Greg W. Rouse e Katrine Worsaae

## Resumo

A classificação taxonômica corrente de *Protodrilus* é amplamente baseada em caracteres morfológicos. O gênero compreende 31 espécies descritas, das quais apenas *Protodrilus corderoi* registrada no Brasil. Os objetivos deste estudo foram testar a adequação do sistema taxonômico corrente com a construção de uma filogenia baseada no DNA ribossomal (28S, 18S e H3) e um marcador mitocondrial (16S), incluindo 36 táxons terminais, dos quais 33 espécies de *Protodrilus* (sendo 6 espécies novas), e três grupos externos. As topologias obtidas por dados moleculares corroboraram as sinapormorfias propostas por estudos morfológicos anteriores: perda de parapódios e cerdas, retenção larval de banda ciliar médio-ventral utilizada para locomoção, fertilização por espermatóforos liberados no meio intersticial e aderidos à epiderme das fêmeas. As análises filogenéticas evidenciaram 4 clados morfo-funcionais, recuperados de forma consistente tanto por IB como ML. O clado 1, composto por *P. rubropharyngeus*, *P. affinis*, *P. ciliatus* e *P. oculifer*, foi mais basal em relação as demais. O clado 2 foi formado por *P. purpureus* e *P. schneideri*. *Protodrilus corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1 formaram um agrupamento recorrente dentro do clado 3, composto adicionalmente por *P. hypoleucus* e *P. similis*. O clado 4 foi formado por *P. adherens* e *P. gracilis*. Nossos resultados baseados na reconstrução dos estados ancestrais sobre as inferências moleculares evidenciaram que os quatro clados formados dentro de *Protodrilus* refletem padrões morfológicos e funcionais associados à seleção de habitats.



## **Abstract**

The taxonomic classification of the interstitial polychaete genus *Protodrilus* is largely based on morphological characters. The genus comprises 31 described species, with only one, *Protodrilus corderoi*, previously reported from Brazil. The aim of this study was to test the adequacy of the current taxonomic classification schemes for *Protodrilus* on the basis of a molecular phylogenetic hypothesis, with ribosomal DNA (28S, 18S and H3) and a mitochondrial marker (16S), by means of maximum likelihood (ML) and Bayesian (BI) approaches. 37 terminal taxa, comprising 33 *Protodrilus* species (6 of them new), and three external groups were used. The topologies obtained by molecular data corroborate the synapomorphies proposed by previous morphological studies: parapodia and chaetal loss, midventral ciliary band used for locomotion, and external fertilization. Phylogenetic analysis give support to four consistently recovered morpho-functional clades, both by BI and ML. A first and more basal clade is composed of *P. rubropharyngeus*, *P. affinis*, *P. ciliatus* and *P. oculifer*. A second clade is formed by *P. purpureus* and *P. schneideri*, *Protodrilus corderoi* and *Protodrilus* n. sp., forming a group within the clade 3, which comprising additionally *P. hypoleucus* and *P. similis*. A fourth clade is formed by *P. adherens* and *P. gracilis*. Our results, based on the reconstruction of ancestral states on molecular inferences, showed that the four clades formed within *Protodrilus* represent functional and morphological patterns clearly associated with habitat selection.

## 1. Introdução

Espécies da família Protodrilidae ocorrem em espaços intersticiais de regiões mesolitorais e sublitorais, preferencialmente em fundos de areia grossa, embora possam ser eventualmente encontradas em areia fina (von Nordheim, 1989). A família tem 32 espécies distribuídas em dois gêneros. O gênero *Parenterodrilus* Jouin, 1992 compreende apenas a espécie *Parenterodrilus taenioides*. O gênero *Protodrilus* Hatschek, 1880 compreende 31 espécies, das quais apenas *Protodrilus corderoi* Du Bois-Reymond Marcus, 1948 havia sido registrada no Brasil, antes da descrição de *Protodrilus* sp. n. 1 (ver capítulo 1).

Os protodrilídeos foram originalmente considerados como arquianelídeos por Hatschek (1893). Estudos morfológicos de Purschke & Jouin (1988) sustentaram a inclusão das famílias Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae na ordem monofilética Protodrilida. Dentro desta ordem, Saccocirridae formaria um clado com Protodrilidae e Protodriloididae seria grupo irmão das duas (Worsaae & Kristensen, 2005). Protodrilidae é um bom exemplo de uma família intersticial “eucelomada” que possui desenvolvimento por progênese, o que sugere que a origem progenética e/ou no habitat intersticial não envolve necessariamente a redução do celoma (Worsaae & Kristensen, 2005).

Em sua análise das guildas alimentares de poliquetas, Fauchald & Jumars (1979) classificaram os Protodrilidae como comedores de depósito de superfície ou herbívoros, móveis e sem mandíbulas. Muitas espécies comem o filme bacteriano superficial e se locomovem utilizando sua banda ciliar ventral. A secreção de substâncias produzidas pelas glândulas adesivas, principalmente nos lobos pigidiais, permite que se fixem ao substrato (Westheide, 2008).

A forma dos palpos foi considerada como uma apomorfia das famílias de Protodrilida (Purschke & Jouin, 1988). Os Protodrilidae têm palpos com canal interno, conectados atrás do gânglio cerebral. Os Saccocirridae também têm palpos com canais internos porém com ampolas na sua base. Já os palpos de *Protodriloides* são desprovidos de canal interno, assemelhando-se a uma extensão do prostômio (Purschke & Jouin, 1988).

Em geral, estruturas como glândulas epidérmicas, padrões de ciliação no corpo, presença e tipos de cerdas, as glândulas salivares associadas ao trato digestório, e os órgãos laterais e espermidutos associados as estruturas reprodutivas são usadas para a diagnose destas famílias (Westheide, 2008), podendo se refletir em uma classificação mais refinada em grupos morfo-funcionais. No entanto, até o momento não foi avaliada a adequação do tamanho e ciliação dos palpos como caracteres diagnósticos destas famílias.

Neste contexto, são claramente necessárias uma análise da validade destes caracteres para a diagnose de espécies de Protodrilidae e uma análise filogenética molecular para definir o posicionamento das espécies descritas na costa sul e sudeste do Brasil, *Protodrilus* sp. nov. 1 e *Protodrilus corderoi*.

Os objetivos deste estudo foram: i) avaliar a monofilia de *Protodrilus*; ii) posicionar as espécies *Protodrilus corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1, registradas no litoral sul e sudeste do Brasil, dentro do gênero; iii) reconstruir a evolução dos caracteres diagnósticos *padrões de ciliação, glândulas e gônadas*, comumente usados na definição deste gênero; e iv) avaliar a forma dos palpos para uma melhor filogenia molecular baseada em 3 genes do DNA ribossomal (28S, 18S e H3) e um marcador mitocondrial (16S). A seguir, a evolução dos caracteres morfológicos de interesse diagnóstico foi reconstruída sobre a filogenia molecular, usando abordagens de parcimônia sobre a árvore de consenso.

## 2. Materiais e métodos

### 2.1. Amostragem dos táxons

Este estudo incluiu 36 táxons terminais, dos quais 33 espécies de *Protodrilus* (12 espécies formalmente descritas e 21 unidades taxonômicas operacionais, UTOs, incluindo *Protodrilus* sp. nov. 1 e mais seis espécies novas<sup>1</sup>) e mais 3 espécies consideradas como grupo externo (Tabela 1). Esta abordagem, usando UTOs, considerou indivíduos de populações disjuntas referidas a uma mesma espécie nominal, pois possivelmente a ocorrência de espécies crípticas é elevada no grupo. As amostras foram coletadas em praias arenosas, regiões sublitorais de praias arenosas e baías em diversas regiões do mundo.

Em cada região, as amostras foram acondicionadas em baldes plásticos de 20 litros com água do ambiente e posteriormente processadas em laboratório. O relaxamento dos poliquetas intersticiais foi feita com solução isotônica de  $MgCl_2$ . Com água destilada ou de torneira,  $MgCl_2$  foi adicionado em um erlenmeyer até a salinidade de 36. A amostra foi colocada em outro erlenmeyer, com a adição da solução isotônica de  $MgCl_2$ , agitado cautelosamente e deixada de repouso por 15 minutos. O frasco foi então invertido 3 ou 4 vezes. O sobrenadante com os animais narcotizados foi passado rapidamente por uma peneira com malha de 0,063 mm. A peneira foi lavada com água do mar fresca numa placa de Petri. Os animais foram examinados vivos e morfotipados, ou fixados para análises taxonômicas mais detalhadas. Cada uma das espécies identificadas e UTOs morfotipadas foram fixadas em etanol absoluto para o sequenciamento do DNA.

Para microscopia eletrônica de varredura (MEV), o maior número possível de indivíduos de cada espécie e UTOs foram fixados em trialdeído e solução tampão de cacodilato. A solução com 50 ml do fixador trialdeído é

---

<sup>1</sup> As espécies novas foram codificadas com base no local de coleta (Tabela 1) e tratadas neste capítulo como unidades taxonômicas operacionais (UTOs). Estas espécies serão formalmente descritas em duas publicações em preparação (M. Di Domenico, A. Martinez, P. Lana e K. Worsaae, dados não publicados e A. Martínez, M. Di Domenico, K.M. Jörger, J. Norenburg e K. Worsaae, aceito para publicação no periódico Marine Biology Research).

composta por 10 ml de glutaraldeído a 25 %, 10 ml de paraformaldeído a 16%, 4 ml de cacodilato tampão, 16 ml de água desmineralizada e 5,4 g de sacarose. Já a solução tampão de cacodilato para lavagem com 50 ml é composta por 47,5 ml de água desmineralizada, 2,5 ml de solução original de cacodilato (2 M) e 1,7 g de sacarose. Os animais foram fixados por duas horas em temperatura ambiente com trialdeído, transferidos para a solução tampão de cacodilato e armazenados na solução tampão com poucas gotas do fixador trialdeído. No laboratório, foram lavados várias vezes para remover o fixador, pós fixados em tetróxido de ósmio 1% em 0,1 M de tampão cacodilato, lavados várias vezes novamente e desidratados com séries de etanol-acetona, passando por ponto crítico para secar. Os espécimes foram, então, montados em *stubs* de MEV, revestidos com platina e examinados com microscópio eletrônico de varredura, JEOL JSM-6335F do Museu de Zoologia da Universidade de Copenhagen (ZMUC).

## 2.2. Codificação morfológica

Características diagnósticas como coloração, esôfago, bulbo faringeal, glândulas salivares, gametas masculinos e femininos, convencionalmente usadas para a descrição das espécies da família (Westheide, 2008) foram observadas em animais vivos, com auxílio de microscópio óptico.

Os estados dos caracteres morfológicos e a codificação dos táxons de Protodrilidae (tabela 3 e tabela 4) foram processados no software Mesquite v2.5 (Maddison e Maddison, 2008)

**Tabela 1** Códigos de identificação, espécies, localidades e áreas geográficas dos táxons usados na análise filogenética de *Protodrilus*.

Código	Espécie	Localidade	Região
PNorthEastCay	<i>Protodrilus</i> sp. 1	Northe East Cay	Indo-pacífico
PLanzarote	<i>Protodrilus</i> sp. 2	Lanzarote	Ilhas do Atlântico
PPhuket	<i>Protodrilus</i> sp. 3	Phuket	Indo-pacífico
PgracilisLaMaddalena	<i>Protodrilus gracilis</i> von Nordeheim, 1989	La Maddalena	Mediterrâneo
PadhaerensSvinbaden	<i>Protodrilus adhaerens</i> Jägersten, 1952	Svinbaden	Atlântico (Europa)
PadhaerensRoscoff	<i>Protodrilus adhaerens</i>	Roscoff	Atlântico (Europa)
PBermuda	<i>Protodrilus</i> sp. 4	Bermuda	Ilhas do Atlântico
PLasPalmas	<i>Protodrilus</i> sp. 5	Las Palmas	Ilhas do Atlântico
Ppelagicusnsp	<i>Protodrilus</i> sp. nov. 2	Lanzarote	Ilhas do Atlântico
PpurpureusCapoCaccia	<i>Protodrilus purpureus</i> (Schneider, 1868)	Capo Caccia	Mediterrâneo
PpurpureusHelgoland	<i>Protodrilus purpureus</i>	Helgoland	Atlântico (Europa)
PschneideriLanzarote	<i>Protodrilus schneideri</i> (Langerhans, 1881)	Lanzarote	Ilhas do Atlântico
PbrownpharynxLordHowe	<i>Protodrilus</i> sp. 6	Lord Howe	Indo-pacífico
PtrilobednspBelize	<i>Protodrilus</i> sp. nov. 3	Belize	América Central - Caribe
PtrilobednspBocas	<i>Protodrilus</i> sp. nov. 4	Bocas del Toro	América Central - Caribe
PKennedyIsl	<i>Protodrilus</i> sp. 9	Kennedy Island	Indo-pacífico
PcirratednspBocas	<i>Protodrilus</i> sp. nov. 5	Bocas del Toro	América Central - Caribe
PsimilisLaMaddalena	<i>Protodrilus similis</i> Jouin 1970	La Maddalena	Mediterrâneo
PhypoleucusRoscoff	<i>Protodrilus hypoleucus</i> Armenante 1903	Roscoff	Atlântico (Europa)
PhypoleucustenuisRoscoff	<i>Protodrilus hypoleucus tenuis</i>	Roscoff	Atlântico (Europa)
PnspBarraVelha	<i>Protodrilus corderoi</i> Du Bois-Reymond Marcus, 1948	Barra Velha	América do Sul - Atlântico
PnspEstaleirinho	<i>Protodrilus</i> sp. nov. 1	Estaleirinho	América do Sul - Atlântico
Pnsp1Bocas	<i>Protodrilus</i> sp. nov. 6	Bocas del Toro	América Central - Caribe
PrubropharyngeusTjarno	<i>Protodrilus rubropharyngeus</i> Jägersten, 1942	Tjarno	Atlântico (Europa)
PoculiferRoscoff	<i>Protodrilus oculifer</i> Pierantoni, 1908	Roscoff	Atlântico (Europa)
PciliatusRoscoff	<i>Protodrilus ciliatus</i> Jägersten, 1952	Roscoff	Atlântico (Europa)
PciliatusKaldbak	<i>Protodrilus ciliatus</i>	Kaldbak (Ilhas Faroe)	Atlântico (Europa)
PciliatusSorvagur	<i>Protodrilus ciliatus</i>	Sorvagur (Ilhas Faroe)	Atlântico (Europa)
PaffinisRoscoff	<i>Protodrilus affinis</i> Jouin in Cabioch, L'Hardy & Rullier, 1968	Roscoff	Atlântico (Europa)
PLaJolla	<i>Protodrilus</i> sp. 14	La Jolla	América do Norte - Pacífico
PyelloweyesLizard	<i>Protodrilus</i> sp. 15	Lizard Island	Indo-pacífico
PSouthIsland	<i>Protodrilus</i> sp. 16	South Island	Indo-pacífico
PTurtleCanyon	<i>Protodrilus</i> sp. 17	Turtle Canyon	Indo-pacífico
ProtodriloideschaetiferIterdla	<i>Protodriloides chaetifer</i> (outgroup)	Iterdla	Atlântico (Europa)
SaccocirrusSolomon	<i>Saccocirrus jouinae</i> (outgroup)	Solomon	Indo-pacífico
SaccocirrusBrasil	<i>Saccocirrus</i> sp. nov. 1 (outgroup)	Barra Velha	América do Sul - Atlântico

**Tabela 2** Caracteres morfológicos e codificação usadas na análise filogenética de *Protodrilus*

<b>Características da morfologia geral do corpo</b>	
1. Comprimento máximo do corpo	0 (< 3 mm); 1 (3 - 5 mm); 2 (5 - 10 mm); 3 (10 - 20 mm); 4 (> 20 mm)
2. Largura do corpo	0 (< 100 µm); 1 (100 - 200 µm); 2 (200 - 400 µm); 3 (> 400 µm)
3. Comprimento da cabeça (peristômio + prostômio)	0 (< 300 µm); 1 (300 - 500 µm); 2 (> 500 µm)
4. Coloração do peristômio	0 (translúcida); 1 (presente)
5. Parapódio	0 (ausente); 1 (presente)
6. Número de lobulos pigídiais	0 (dois); 1 (três)
7. Posição e presença de septos no tronco	0 (todos os segmentos); 1 (ausente nos segmentos 1-3); 2 (pouco desenvolvido)
8. Cerdas	0 (presente); 1 (ausente)
<b>Características morfológicas do palpo</b>	
9. Comprimento total do palpo	0 (<200 µm); 1 (200-500 µm); 2 (500-1000 µm); 3 (>1000 µm)
10. Ciliação do palpo (bandas ciliares móveis)	0 (ventral); 1 (ventral e frontal); 2 (ventral, frontal, abfrontal); 3 (ausente)
11. Glândulas bacilares no palpo	0 (ausente); 1 (presente)
<b>Órgão sensoriais</b>	
12. Posição dos órgãos nucais	0 (dorsal); 1 (lateral)
13. Morfologia dos órgãos nucais	0 (oval); 1 (arredondado)
14. Olhos pigmentados	0 (ausente); 1 (presente); 2 (manchas pigmentadas)
15. Posição dos estatocistos	0 (terminal); 1 (base do palpo); 2 (ausente)
<b>Ciliação</b>	
16. Presença de anéis ciliares no peristômio	0 (ausente); 1 (presente)
17. Número de anéis ciliares no peristômio	0 (um); 1 (dois); 2 (três); 3 (quarto); 4 (cinco); 5 (seis); 6 (sete); 7 (zero)
18 Anéis ciliares no tronco	0 (ausente); 1 (presente)
19. Número de anéis ciliares por segmento	0 (um); 1 (dois); 2 (zero)
20. Cílios sensoriais ("jointed")	0 (ausente); 1 (presente)
<b>Morfologia associado à reprodução</b>	
21. Posição do primeiro órgão lateral	0 (segmento 6); 1 (segmento 7); 2 (segmento 8); 3 (segmento 9); 4 (segmento 10); 5 (segmento 4); 6 (segmento 5)
22. Número de órgãos laterais	0 (três); 1 (quarto); 2 (cinco); 3 (seis); 4 (sete); 5 (oito); 6 (nove); 7 (dez); 8 (doze)
23. Morfologia do primeiro órgão lateral	0 (indistinto); 1 (arredondado)
24. Morfologia dos órgão laterais	0 (segmentados); 1 (contínuos)
25. Número de espermoductos	0 (um); 1 (dois); 2 (três); 3 (quarto); 4 (cinco); 5 (muitos, + de 15)
26. Primeiro segmento com espermoduto	0 (terceiro); 1 (quarto); 2 (quinto); 3 (sexto); 4 (sétimo); 5 (oitavo); 6 (nono); 7 (décimo); 8 (décimo primeiro); 9 (décimo segundo); 10 (décimo terceiro)
27. Primeiro segmento com esperma	0 (quinto); 1 (quinto ao décimo); 2 (décimo primeiro ao décimo quinto); 3 (posterior ao décimo quinto)
28. Órgãos dorsais	0 (ausente); 1 (presente)
29. Número máximo de ovos por segmento	0 (menos de 10); 1 (entre 10 e cinquenta ovos); 2 (mais de 50)
30. Presença e posição de ovidutos	0 (meio do corpo, entre segmentos 10 e 20); 1 (posterior ao segmento 20); 1 (ausente)
<b>Glândulas</b>	
31. Número de segmentos com glândulas salivares	0 (entre 5 e 7); 1 (8 ou 9); 2 (10 ou mais)
32. Glândulas adesivas segmentares	0 (ausente); 1 (presente)
33. Glândulas <i>cocoon</i>	0 (ausente); 1 (presente)

**Tabela 3** Codificação dos táxons e caracteres morfológicos (Tabela 3)  
usados na análise filogenética de *Protodrilus*.

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
PNorthEastCay	?	1	1	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
PLanzarote	?	1	1	0	0	0	2	1	1	3	0	0	1	0	?	1	3	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	2	0	0	0	0
PPhuket	?	0	0	0	0	0	1	1	1	3	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	1	2	0	0	1	7	1	0	0	?	0	1	1	1	1
PgracilisLaMaddalena	2	0	0	0	0	0	1	1	1	3	0	0	1	0	2	1	1	0	2	1	0	4	1	0	1	7	2	0	0	2	0	1	1	1	1
PadhaerensSvinbaden	1	1	0	0	0	0	1	1	1	3	0	0	1	0	1	0	7	0	2	1	1	4	1	0	1	8	2	0	0	2	0	1	1	1	1
PadhaerensRoscoff	1	1	0	0	0	0	1	1	1	3	0	0	1	0	1	0	7	0	2	1	1	4	1	0	1	8	2	0	0	2	0	1	1	1	1
PBermuda	1	0	0	0	0	0	1	1	1	3	0	0	1	0	?	1	2	0	2	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	1	?	?	?
PLasPalmas	1	0	0	0	0	0	1	1	1	3	0	0	1	0	1	1	?	0	2	1	6	4	1	1	?	?	2	0	0	?	?	0	0	0	0
Ppelagicusnsp	4	2	1	1	0	1	1	1	3	2	1	1	0	0	0	0	7	1	0	0	0	4	1	0	3	5	?	0	?	0	0	0	0	0	0
PpurpureusCapoCaccia	3	2	1	1	0	1	1	1	3	2	1	1	0	0	2	0	7	0	2	0	0	4	1	0	2	6	1	0	1	1	0	0	0	0	0
PpurpureusHelgoland	3	2	1	1	0	1	1	1	3	2	1	1	0	0	2	0	7	0	2	0	0	4	1	0	2	6	1	0	1	1	0	0	0	0	0
PschneideriLanzarote	2	2	1	1	0	1	1	1	3	2	1	1	0	1	0	0	7	0	2	0	0	4	1	0	3	5	1	0	1	?	0	0	0	0	0
Pbrow npharynxLordHowe	3	2	1	1	0	1	1	1	2	2	1	1	0	0	0	0	7	0	2	0	0	4	1	0	?	?	?	0	1	?	?	0	0	0	0
PtribednspBelize	2	2	1	1	0	1	1	1	3	2	1	1	0	0	0	0	7	0	2	0	0	4	1	0	3	5	2	0	1	?	2	0	0	0	0
PtribednspBocas	2	2	1	1	0	1	1	1	3	2	1	1	0	0	0	0	7	0	2	0	0	4	1	0	3	5	2	0	?	?	2	0	0	0	0
PKennedyIsl	?	0	?	?	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	?	0	7	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	0	0
PcirratednspBocas	1	0	0	0	0	0	2	1	1	3	0	0	1	0	1	1	3	0	2	1	6	1	0	1	2	5	1	0	1	?	2	0	0	0	0
PsimilisLaMaddalena	0	0	0	0	0	0	2	1	0	3	0	0	1	0	2	0	7	0	2	0	0	3	0	0	4	3	2	0	0	2	2	1	0	0	0
PhypoleucusRoscoff	2	1	0	0	0	0	2	1	0	3	1	0	1	0	1	1	3	0	2	1	6	1	0	1	2	2	3	0	0	2	2	0	0	0	0
PhypoleucustenuisRoscoff	1	1	0	0	0	0	2	1	0	3	1	0	1	0	1	1	?	0	2	1	6	1	0	1	2	2	3	0	0	2	2	0	0	0	0
Protodrilus corderoi	?	1	0	0	0	0	0	1	2	3	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	3	0	1	?	?	?	0	?	?	2	1	0	0	0
Protodrilus sp. nov. 1	?	1	0	0	0	0	0	1	2	3	0	1	1	0	0	1	2	0	2	1	1	5	0	0	2	6	?	0	1	?	1	0	0	0	0
Phsp1Bocas	1	1	1	0	0	0	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	7	0	2	1	1	6	1	1	3	8	1	0	0	?	2	0	0	0	0
PrubropharyngeusTjarno	3	2	1	1	0	0	0	1	3	0	1	1	1	1	0	0	7	0	2	1	1	2	0	0	0	7	2	1	1	1	2	0	0	0	0
PoculiferRoscoff	1	1	1	0	0	0	0	1	2	?	1	1	0	1	0	1	3	1	0	0	1	6	0	1	3	8	2	0	0	2	0	0	0	0	0
PciliatusRoscoff	2	1	0	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	3	1	1	0	1	6	1	1	3	8	2	0	0	2	2	0	0	0	0
PciliatusKaldbak	2	1	0	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	3	1	1	0	1	6	1	1	3	8	2	0	0	2	2	0	0	0	0
PciliatusSorvagur	2	1	0	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0	0	0	1	3	1	1	0	1	6	1	1	3	8	2	0	0	2	2	0	0	0	0
PaffinisRoscoff	2	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	1	0	1	1	3	1	1	1	1	7	1	1	3	9	2	0	0	2	2	0	0	0	0
PLaJolla	?	?	?	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
Pyellow eyesLizard	2	1	?	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
PSouth Island	?	?	?	0	0	0	?	1	2	0	1	1	0	0	?	0	7	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	0
PTurtleCanyon	?	?	?	?	0	0	?	1	2	0	1	1	0	0	?	0	7	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?
Protodriloideschetiferterdla	?	?	?	?	0	0	?	0	?	3	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	-	-	-	-	5	?	?	0	?	2	?	?	?	?
SaccocirrusSolomon	?	?	?	?	1	0	?	0	?	3	?	?	?	0	?	?	7	?	?	?	?	-	-	-	-	5	?	?	0	?	2	-	0	0	0
Saccocirrus sp. nov. 1	?	?	?	?	1	0	?	0	?	3	?	?	?	0	?	?	7	?	?	?	?	-	-	-	-	5	?	?	0	?	2	?	?	?	?

- Caráter não aplicável, ? Estado do caráter duvidoso



### 2.3. Análises moleculares

A partir da determinação das UTOs e das espécies morfológicas, as espécies foram usadas para análise molecular, a partir do sequenciamento dos genes 18S rDNA, 28S rDNA, 16S rDNA ribossomal e Histona 3. Os resultados obtidos foram comparados (ferramenta BLAST - Altschul *et al.* 1997) com as seqüências depositadas no GenBank do National Center for Biotechnology Information (NCBI - <http://www.ncbi.nih.gov>)

Para a realização da clonagem dos genes de interesse, o DNA genômico de cada indivíduo foi extraído com o kit QIAGEN. Em seguida, este DNA foi utilizado como DNA molde para a amplificação (PCR) da região 18S do rDNA, 28S rDNA e 16S rDNA ribossomal e Histona 3 (H3). Para tanto, foram usados primers específicos (Tabela 4). A reação de 25uL continha: 20 uL de água destilada; 2 uL de cada primer, 1 uL de DNA extraído e 1U do Kit PureTaq DNA polymerase (GE). As reações foram incubadas por diferentes tempos, ciclos e temperaturas de anelamento conforme a faixa de trabalho ótimo de cada par de primer. Em geral as PCRs seguiram o seguinte programa: a) desnaturação inicial - 94°C por 4 min.; b) 35 - 40 ciclos (94°C por 40 seg.; 46-55°C por 30 seg.; 72°C por 2 min.); c) extensão final - 72°C por 6 min. Em seguida, o produto da amplificação foi separado por eletroforese em gel de agarose SafeGel. Este procedimento teve como objetivo, avaliar a eficiência/fidelidade do processo de amplificação, bem como quantificar o produto gerado.

Uma vez confirmado o sucesso da reação de PCR, o produto proveniente de todas as amplificações foi purificado por meio do kit QuaQuick PCR purification (QIAGEN). As amostras limpas foram quantificadas novamente por meio do aparelho nanodrop. Após purificação, os genes foram enviados para sequenciamento na empresa Macrogen (Coréia do Sul). As duas fitas dos fragmentos amplificados foram sequenciadas com o mesmo conjunto de primers utilizados na amplificação por PCR.

**Tabela 4** - Primers específicos utilizados para a ampliação das regiões 18S do rDNA, 28S rDNA, 16S rDNA ribossomal e Histona 3 de anelídeos.

Código	Gene	Bases	Direção	Sequência 5'-3'	Primers Padrões	Fonte
<b>G952</b>	18s	20	F	GCGAAAGCATTTGCCAAGMA	G944	1
<b>G951</b>	18s	20	R	GAGTCTCGTTTCGTTATCGGA	G950	1
<b>G950</b>	18s	19	F	GTTCGATTCCGGAGAGGGA	G951	1
<b>G758</b>	28s (D1)	19	F	ACC CSC TGA AYT TAA GCA T	G1275	2
<b>G747</b>	18s	20	R	CGG TAT CTG ATC GTC TTC GA	G51	3
<b>G51</b>	18s	18	F	GGT TGA TCC TGC CAG TAG	G747	3
<b>G1275</b>	28s	20	R	TCG GAA GGA ACC AGC TAC TA	G758	4
<b>G944</b>	18S	24	R	TGA TCC TTC TGC AGG TTC ACC TAC	G952	5
<b>16Sar-L</b>	16s	20	F	CGC CTG TTT ATC AAA AACAT	16Sbr-H	6
<b>16Sbr-H</b>	16s	22	R	CCG GTC TGA ACT CAG ATC ACG T	16Sar-L	6
<b>H3f</b>	H3	23	F	ATG GTC CGT ACC AAG CAG AC(ACG) GC	H3r	7
<b>H3r</b>	H3	23	R	ATA TCC TT(AG) GGC AT(AG) AT(AG) GTG AC	H3f	7

Fonte: 1 – Cohen *et al.* (2004), 2 – Brown *et al.* (1999), 3 – Hillis e Dixon (1991), 4 – Markmann (2000), 5 - Stoeckle ([HTTP://www.coreocean.org](http://www.coreocean.org)), 6 – Cunningham et al. (1994), 7 – Colgan *et al.* (1998).

#### 2.4. Alinhamento e edição das seqüências

As seqüências de 28S, 18S, 16S e H3 foram alinhadas usando o programa Geneious 5.5.3. Pro, com a penalidade de abertura de *gap* de 12 e 2 de extensão, para uma matriz com até 70% de similaridade. Os dados foram concatenados. Mudanças manuais de restauro de alinhamentos com posição de bases claramente homólogas foram executadas.

#### 2.5. Análises filogenéticas

O conjunto de dados moleculares foi analisado com o uso de máxima verossimilhança (ML, *maximum likelihood*) e abordagens Bayesianas (IB, inferência bayesiana). As análises filogenéticas foram conduzidas com aplicação da Máxima Verossimilhança (ML) com o programa RAxML 7.2.7, para busca rápida de *bootstrapping* (RBS, do inglês *Rapid Bootstrapping Search*) (Stamatakis et al., 2008). Análises de verossimilhança finais foram

realizadas sob o modelo GTR + GAMMA executando 1000 inferências rápidas de árvores aleatórias. Foi executada uma abordagem de modelos mistos para otimizar os modelos de parâmetros para todas as quatro partições de genes. O suporte de *Bootstrap* foi estimado utilizando 10000 repetições.

As árvores estimadas para a interpretação da monofilia de *Protodrilus* por inferência Bayesiana (IB) foram construídas usando o programa MrBayes 3.1.2 (Ronquist & Hueksenbeck, 2003). Os dados foram analisados sob o modelo evolutivo GTR + GAMMA + I. Os parâmetros foram otimizados para quatro particionamentos. As análises foram realizadas com duas corridas independentes de cada quatro cadeias (aquecimento  $T = 0,2$ ), as configurações padrão, busca aleatória de árvores iniciais e árvores amostradas a cada 1000 gerações para  $10 \times 10^6$  gerações. Aproximadamente os primeiros 10% das árvores amostradas foram descartados como *burn-in*. As árvores restantes foram utilizados para construir a árvore de consenso de maioria e plotar as probabilidades posteriores.

Foram obtidas uma árvore de consenso de maioria a partir das 500 árvores mais verossímeis e 4 árvores de consenso obtidas por IB. Foram reconstruídas as histórias evolutivas dos caracteres morfológicos diagnósticos para *Protodrilus* (tabela 2 e 3) sobre a árvore de consenso obtida por ML. A reconstrução dos caracteres evolutivos foi feita com o uso do programa Mesquite v2.5 (Maddison e Maddison, 2008) com a função “*Trace characters history*” pelo método da parcimônia.

### 3. Resultados

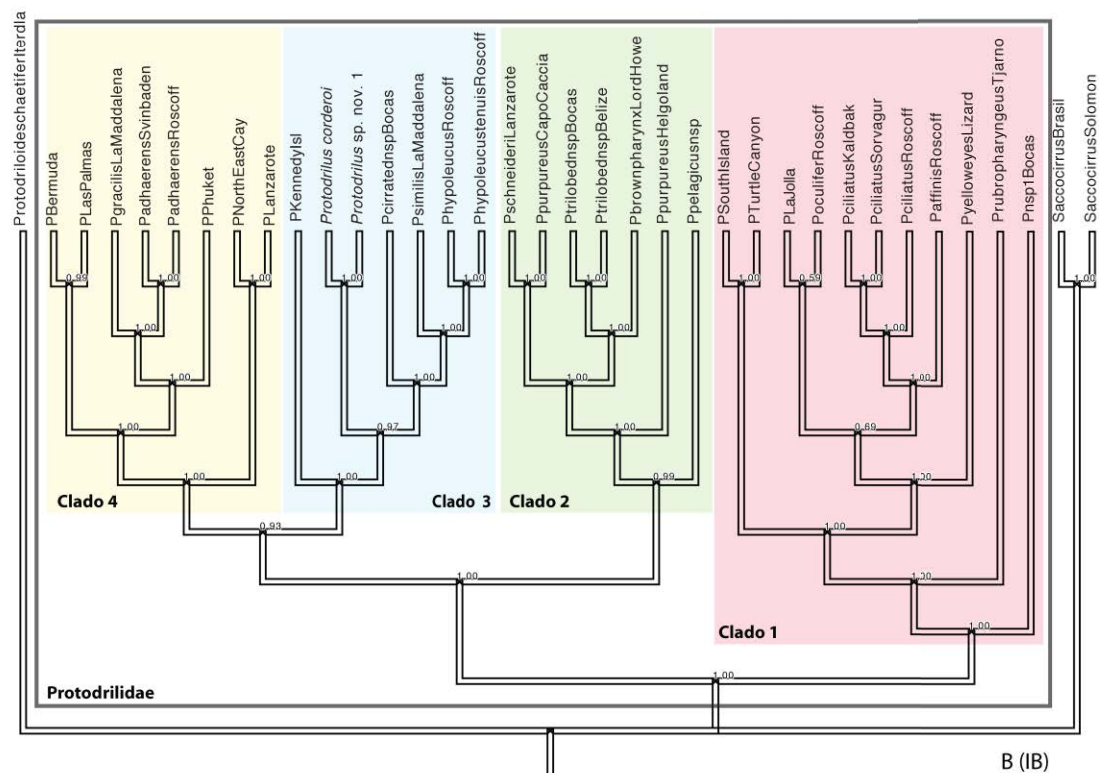
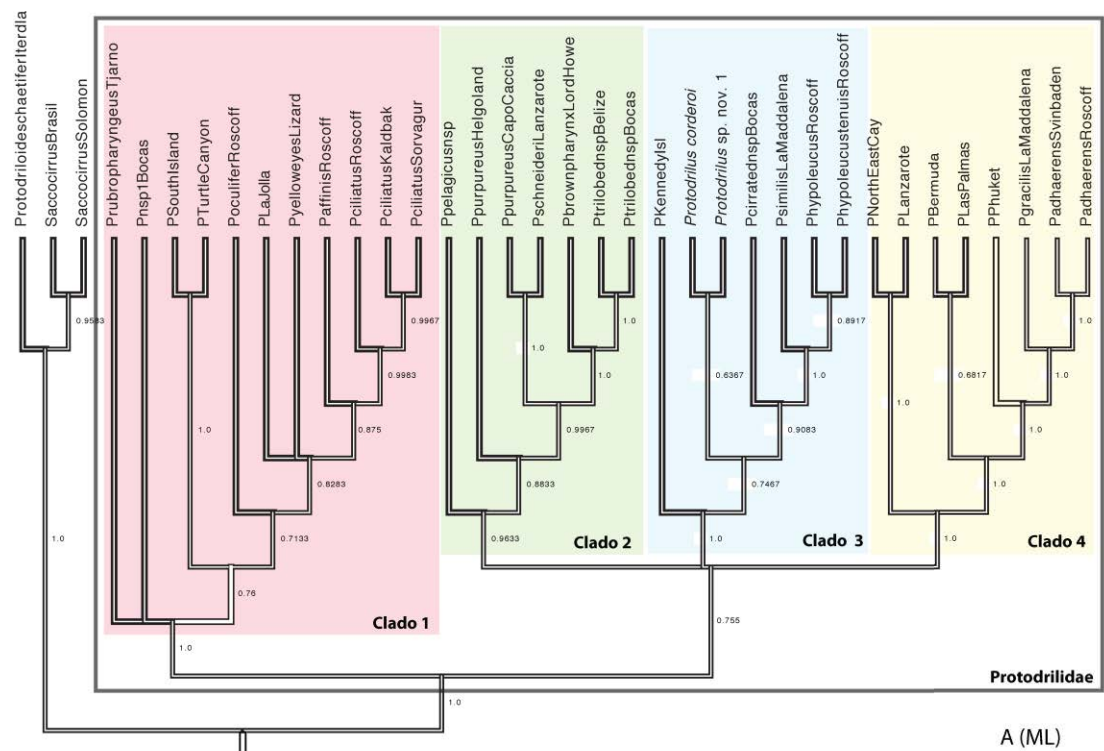
As árvores de consenso de maioria geradas a partir de ML e IB são mostradas na Fig. 1. A monofilia de *Protodrilus* obteve suporte de ramo de 100 % para as duas topologias, com algumas divergências entre a ML e IB para quatro clados internos. Entretanto, a relação de *Protodrilus* com os grupos externos variou nas duas topologias. Na ML, as duas espécies de *Saccocirrus* formaram um clado monofilético com *Protodriloides chaetifer*, enquanto *Saccocirrus jouinae* e *Saccocirrus* sp. nov. 1 formaram um clado em politomia com *Protodriloides chaetifer* na IB

A topologia obtida permitiu a identificação de 4 clados. Nas duas topologias, o clado 1, composto por *P. rubropharyngeus*, *P. affinis*, *P. ciliatus* e *P. oculifer*, foi mais basal em relação aos demais. O clado 2 foi formado por *P. purpureus* e *P. schneideri*. Na IB, o clado 3 e o clado 4 formaram um único ramo, enquanto que na topologia de ML os clados 2, 3 e 4 formam uma politomia apical ao clado 1. *Protodrilus corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1 formaram um agrupamento recorrente dentro do clado 3, composto por *P. hypoleucus* e *P. similis*. O clado 4 foi formado por *P. adherens* e *P. gracilis*.

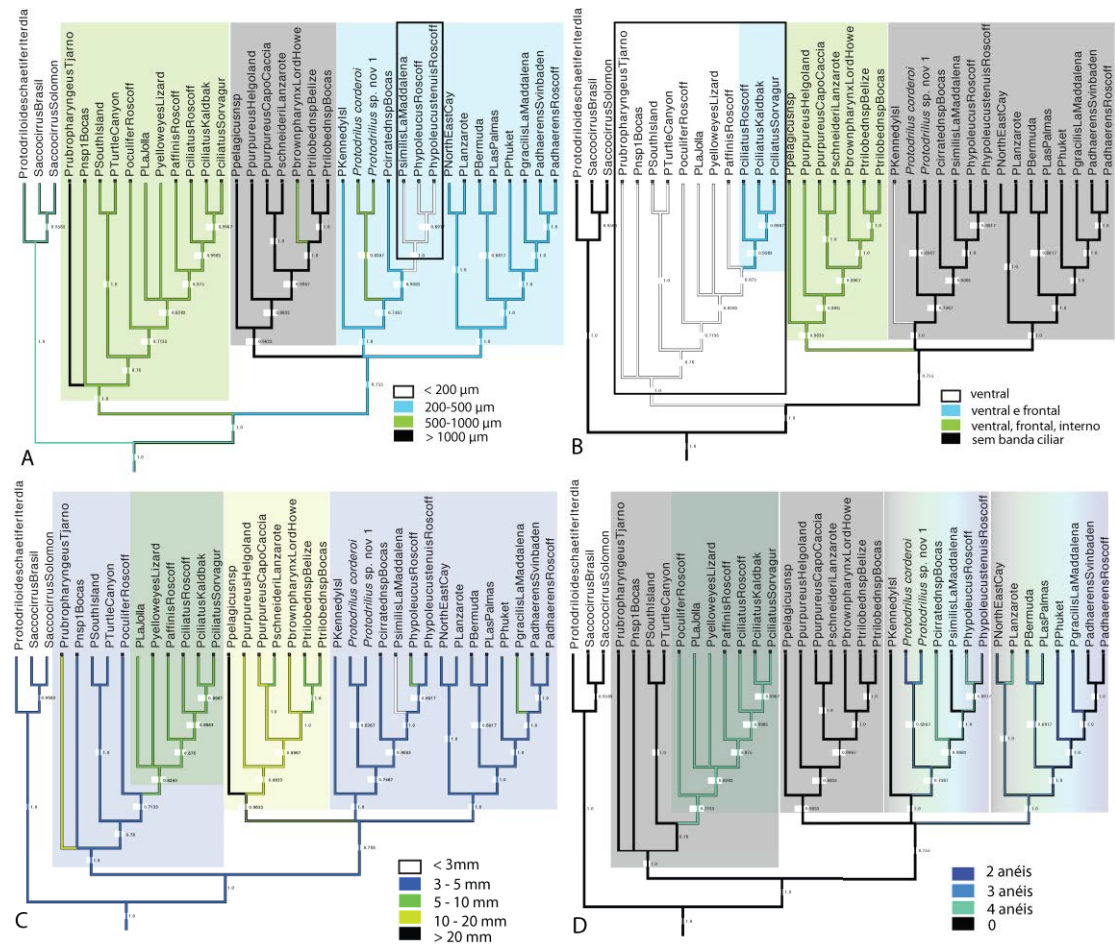
A reconstrução dos caracteres morfológicos ancestrais por parcimônia sobre a árvore de consenso (Fig. 2) permitiu identificar para os Protodrilidae um ancestral com 3 a 5 mm de comprimento, sem anéis ciliares peristomiais, com palpos entre 200 e 1000 µm sem bandas ciliares. O clado 1, mais basal, compartilhou um ancestral de protodrilídeos com 3 a 5 mm de comprimento total, sem anéis peristomiais, com palpos entre 500 e 1000 µm de comprimento e bandas ciliares ventrais.

O clado 2 compartilhou ancestrais maiores do que 10 mm de comprimento total, sem anéis peristomiais, palpos maiores de 1000 µm com bandas ciliares intensas frontais, ventrais e laterais.

A reconstrução dos caracteres ancestrais dos clados 3 e 4 evidenciou um ancestral hipotético entre 3 – 5 mm de comprimento, com número variável de anéis ciliares peristomiais e palpos sem bandas ciliares, entre 200 – 500 µm com uma redução para palpo menor do que 200 µm em *P. hypoleucus* e *P. similis*.



**Fig. 1.** Árvore de consenso de maioria de máxima verossimilhança (A) e inferência bayesiana (B) representando 33 espécies de *Protodrilus* e *Protodriloides chaetifer*, *Saccocirrus* sp. nov. 1 e *Saccocirrus jouinae*, com os quatro principais clados formados: Clado 1 (vermelho), Clado 2 (verde), Clado 3 (azul), Clado 4 (amarelo).



**Fig. 2.** Reconstrução do estado ancestral de Protodrilidae baseada no critério de parcimônia de (A) comprimento total do palpo, (B) posição da banda ciliar no palpo, (C) comprimento total do corpo e (D) número de bandas ciliares no peristômio. Legendas ilustram os estados para cada um dos caracteres.

#### 4. Discussão

A monofilia de *Protodrilus* foi consistente para as filogenias construídas por ML e IB. As topologias obtidas por dados moleculares corroboraram as sinapormorfias já propostas por análises baseadas em dados morfológicos: perda de parapódios e cerdas, retenção larval de banda ciliar médio-ventral para locomoção, fertilização por espermátóforos liberados no meio intersticial e coletados pelas fêmeas por adesão à epiderme (Purschke & Jouin, 1988).

A relação dos *Protodrilus* com o grupo externo foi consistente em ambas as metodologias. Mesmo que outras famílias não tenham sido consideradas na construção filogenética, o objetivo de testar a monofilia do gênero e posicionar *Protodrilus* sp. nov. 1 e *Prodrilus corderoi* foi alcançado. A inclusão das famílias Protodrilidae, Protodriloididae e Saccocirridae na ordem monofilética Protodrilida é fundamentada somente em abordagens morfológicas (ver Purschke & Jouin, 1988, Rouse & Fauchald, 1997, Rouse & Pleijel, 2001). Dentro da ordem Protodrilida, Protodrilidae foi agrupado como grupo irmão de Saccocirridae por sinapomorfias como a presença de canais internos dos palpos conectados por trás do gânglio cerebral, faringe muscular ventral, larva com processos eversíveis e fertilização interna (Purschke & Jouin, 1988). O relacionamento entre *Protodrilus*, *Protodriloides* e *Saccocirrus* nas filogenias moleculares precisa ser mais estudado, incluindo mais terminais de grupos internos de Protodrilida (*Protodriloides symbioticus* e *Parenterodrilus taenioides*) e mais grupos externos. Abordagens moleculares que consideraram as relações filogenéticas dentro de Annelida posicionaram a ordem Protodrilida como basal à radiação do grupo (Struck et al., 2011, Struck, 2011). A decisão destes autores em manter o clado basal aos demais Annelida foi tomada a *posteriori* e baseada em resultados de estudos moleculares pretéritos (Struck et al., 2007, 2008, Zrzavy et al., 2009, Dordel et al., 2010).

A análise utilizando UTOs, que considerou indivíduos de populações disjuntas referidas a uma mesma espécie, revelou uma elevada ocorrência de espécies crípticas no grupo. Nas topologias construídas por ML e IB,

*Protodrilus ciliatus* coletado em Roscoff na França, foi basal em relação às espécies anteriormente referidas a *P. ciliatus* coletadas na Ilhas Faroe. O mesmo ocorreu para *Protodrilus purpureus*, originalmente descrito para Helgoland e posteriormente registrado para toda a costa da Europa. O presumido cosmopolitismo de animais normalmente sem estágios larvais ou com larvas com tempo de permanência curto na coluna d'água e incapazes de nadar ativamente na coluna d'água, foi historicamente conhecido como o paradoxo da meiofauna (Giere 1993). Quando técnicas de observação mais refinadas foram empregadas, como neste caso as técnicas moleculares, foi possível demonstrar que muitas destas espécies “cosmopolitas” representavam de fato complexos de espécies morfológicamente muito semelhantes e com distribuições disjuntas (Westheide e Rieger, 1987). Por fim, mesmo complexos de espécies crípticas, indistinguíveis morfológicamente, vem sendo desdobrados (Todaro et al 1996; Westheide e Haß-Cordes 2001).

As análises filogenéticas evidenciaram 4 clados, que foram interpretados dentro de um contexto morfo-funcional. Estes 4 grupos foram recuperados de forma consistente nas análises filogenéticas construídas por IB e ML. O clado 1, composto por *P. rubropharyngeus*, *P. affinis*, *P. ciliatus* e *P. oculifer*, foi mais basal em relação as demais. Estas espécies podem eventualmente ser encontradas em regiões do mesolitoral, mas são mais comumente encontradas nos estratos superficiais de regiões sublitorais rasas de praias arenosas (Boaden, 1963; Jouin, 1970; von Nordheim, 1989; Mastepanova, 2004). Essas espécies de *Protodrilus*, junto com aquelas não formalmente descritas, compartilharam um ancestral com 3 a 5 mm de comprimento total, sem anéis peristomiais, com palpos entre 500 e 1000 µm de comprimento e bandas ciliares ventrais. Palpos compridos associados à ciliação ventral são capazes de gerar correntes unidirecionais para capturar partículas nos espaços intersticiais (Jouin 1970). Palpos grandes com bandas ciliares ventrais são funcionais para a busca e captura de partículas alimentares em espécies que habitam os espaços intersticiais do sublitoral.

O clado 2 formado por *P. purpureus* e *P. schneideri*, é comum em ambientes menos dinâmicos do que zonas de espaiamentos (mesolitoral), como poças de marés e fundos sublitorais (Langerhans, 1880; von Nordheim,



1989). Em geral, são animais com mais de 10 mm de comprimento total, sem anéis peristomiais e com palpos maiores do que 1000  $\mu\text{m}$ , com bandas ciliares intensas frontais, ventrais e laterais. Para o sucesso adaptativo de detritívoros e raspadores, são de fato necessárias uma faringe muscular para a obtenção de matéria orgânica de pequeno porte e uma intensa ciliação nos palpos para auxiliar na coleta de partículas (Jouin 1970).

*Protodrilus corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1 formaram um agrupamento recorrente dentro do clado 3, composto adicionalmente por *P. hypoleucus* e *P. similis*. O clado 4 foi formado por *P. adherens* e *P. gracilis*. Em geral, as espécies que formaram estes clados ocorrem nos espaços intersticiais subsuperficiais de ambientes praias de alto hidrodinamismo (von Nordheim, 1989, Du-Boys Reymond Marcus, 1948, Jouin, 1970). Este agrupamento compartilhou um ancestral hipotético com 3-5 mm de comprimento, com número variável de anéis ciliares peristômiais e palpos sem bandas ciliares, entre 200-500  $\mu\text{m}$  com uma redução para palpos menores do que 200  $\mu\text{m}$  em *P. hypoleucus* e *P. similis*. Corpos menores e mais finos, com ciliação pouco desenvolvida, tendência a uma disposição ordenada de glândulas epidérmicas longitudinais e presença de glândulas adesivas segmentares ventrais são características relacionadas com maior mobilidade intersticial (Jouin, 1970). A ação das ondas de espraio pode danificar facilmente organismos como os *Protodrilus*. As espécies verdadeiramente intersticiais, como os *Protodrilus* de praias arenosas (pequenos, finos e frágeis, e com cavidade celômica delgada), condicionadas a sedimentos constantemente retrabalhados, migram verticalmente para camadas mais profundas, como é o caso de *P. similis*, *P. adhaerens* (Jouin 1970), *P. corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1 (capítulo 4).

O relacionamento morfo-funcional de espécies de *Protodrilus* havia sido proposto por Jouin (1970), que categorizou dois grupos de espécies com base nos caracteres sexuais do machos, reconhecendo um grupo composto por *P. leuckarti*, *P. ciliatus* e *P. affinis* e outro grupo composto por *P. similis*, e *P. adhaerens*. Estes agrupamentos não foram refutados pelas presentes análises filogenéticas. Von Nordheim (1989) resumiu as principais características diagnósticas dos *Protodrilus*, porém não inferiu

relacionamento entre eles. Nossas filogenias moleculares evidenciaram quatro clados com padrões morfológicos e funcionais distintos, que têm valor diagnóstico.

O relacionamento filogenético destes clados morfo-funcionais é indício de processos de especiação via especialização ao habitat (Rice, 1987). A principal diferença entre este modelo e o modelo de especiação alopátrica é que a barreira inicial para o fluxo de genes entre as subpopulações é produzido pela evolução na distribuição fenotípica de uso do habitat espacial/temporal em vez de uma barreira geográfica (Rice, 1987). Entretanto, esta hipótese ainda deve ser formalmente testada por estudos de genética populacional.

## 5. Conclusões

O gênero *Protodrilus* mostrou-se monofilético na nossa reconstrução filogenética baseada em dados moleculares. *Protodrilus corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1 formaram um agrupamento dentro de um clado (clado 3) composto adicionalmente por *P. hypoleucus* e *P. similis*. Os quatro clados de *Protodrilus* derivados da reconstrução dos caracteres morfológicos ancestrais (tamanho dos palpos, comprimento total do corpo e padrões de ciliação) são congruentes com os habitats efetivamente ocupados, sugerindo a prevalência de processos de especiação via especialização ao habitat. Por fim, as UTOs utilizadas na presente análise se mostraram de fato pertencentes a um complexo de espécies crípticas em função de nossa análise.

## Referências

- Altschul, S. F., Madden, T.L., Schäffer, A.A., Zhang, J., Zhang, Z., Miller, W., Lipman, D.J., (1997). Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Res.* 25, 3389-3402.
- Boaden, P.J.S., 1963. The interstitial fauna of some New Wales beaches. *J. Mar. Bio. Ass. U.K.* 43, 79-96.
- Dordel J., Fisse F., Purschke G., Struck T.H., 2010. Phylogenetic position of Sipuncula derived from multi-gene and phylogenomic data and its implication for the evolution of segmentation. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 48, 197-207.
- Du Bois-Reymond Marcus, E., 1948. Further archiannelids from Brazil. *Comun. Zool. Mus. Hist. Nat. Montev.* 2, 1-22.
- Fauchald, K., Jumars, P.A. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology. An Annual Review* 17, 193-284.
- Hatschek B. 1878. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. *Arbeiter Zoologisk Institut und Univeristat von Wien* 1, 277-404.
- Jouin, C., 1970. Recherches sur les Protodrilidae (Archiannélides): 1. Étude morphologique et systématique du genre *Protodrilus*. *Cah. Biol. Mar.* 11: 367-434.
- Langerhans, P., 1880. Die Wurff fauna von Madeira. *Zeilschrift f. wiss. Zool.* Bd. 34, 88-143.
- Maddison, W.P., Maddison, D.R., 2009. Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis. Version 2.71. <<http://mesquiteproject.org>>.
- Mastepanova, E.A., 2004. Interstitial polychaetes of the seas of Russia. *Invertebrate Zoology*, 1(1), 59-64. (in Russian).
- Purschke, G., Jouin, C., 1988. Anatomy and ultrastructure of the ventral pharyngeal organs of *Saccocirrus* (Saccocirridae) and *Protodriloides* (Protodriloidae fam. n.) with remarks on the phylogenetic relationships within the Protodrilida (Annelida: Polychaeta). *J. Zool.* 215, 405-432.
- Rice, W.R., 1987. Speciation via habitat specialization: the evolution of

- reproductive isolation as a correlated character. *Evol. Ecol.* 1,301-314.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19,1572 - 1574.
- Rouse, G.W., Pleijel, F., 2001. *Polychaetes*. London: Oxford University Press.
- Repiachoff, von W., 1881. Zur Etwicklungsgeschichte des *Polygordius flavocapitatus* Uljan. und *Saccocirrus papillocercus* Bobr. *Zool. Anz.* 73-100, 518 - 520.
- Rouse, G. W., Fauchald. K., 1997. Cladistics and polychaetes. *Zool. Scr.* 26 (2),139-204.
- Struck, T.H., 2011. Direction of evolution within Annelida and the definition of Pleistoannelida. *J. Zool. Syst. Evol. Res. Research* 48,197-207.
- Struck, T.H., Schult, N., Kusen, T., Hickman, E., Bleidorn, C., McHugh, D., Halanych, K.M., 2007. Annelida phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. *BMC Evolutionary Biology* 7,57.
- Struck, T.H., Nesnidal, M.P., Purschke, G., Halanych, K.M., 2008. Detecting possibly saturated positions in 18S and 28S sequences and their influence on phylogenetic reconstruction of Annelida (Lophotrochozoa). *Mol. Phyloget. Evol.* 48,628-645.
- Struck, T.H., Paul, C., Hill N., Hartmann, S., Hösel, C., Kube, M., Lieb, B., Meyer, A., Tiedemann, R., Purschke, G., Bleidorn, C., 2011. Phylogenomic analyses unravel annelid evolution. *Nature* 471,95-98.
- Todaro, M.A., Fleeger, J.W., Hu, Y.P., Hrinkevich, A.W., Foltz, D.W., 1996. Are meiofaunal species cosmopolitan? Morphological and molecular analysis of *Xenotrichula intermedia* (Gastrotricha: Chaetonotida). *Mar. Biol.* 125, 735-742.
- von Nordheim H. 1989. Six new species of *Protodrilus* (Annelida, Polychaeta) from Europe and New Zealand, with a concise presentation of the genus. *Zool. Scri.* 48(2):245-268.
- Westheide, W., 2008. *Polychaetes: Interstitial Families*. 1ed. London, Publ. The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Science Association.

- Westheide, W., Haß-Cordes, E., 2001. Molecular taxonomy: description of a cryptic *Petitia* species (Polychaeta: Syllidae) from the island of Maheé (Seychelles, Indian Ocean) using RAPD markers and ITS2 sequences. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 39, 103-111.
- Westheide, W., Rieger, R.M., 1987. Systematics of the *Microphthalmus listensis* species-group (Polychaeta: Hesionidae): facts and concepts for reconstruction of phylogeny and speciation. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch* 25,12-39.
- Worsaae, K., Kristensen, R.M., 2005. Evolution of interstitial Polychaeta (Annelida). *Hydrobiologia*, 535/536: 319-340.
- Zrzavy, J., Riha, P., Pialek, L., Janouskovec, J., 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. *BMC Evolutionary Biology* 9,189.

**Relação das estratégias de locomoção e alimentação de poliquetas intersticiais com os processos sedimentares de praias arenosas**

Capítulo formatado para a revista-alvo, *Marine Ecology Progress Series*.

Autores: Maikon Di Domenico, Alejandro Martinez, Leonardo Sandrini-Neto, Tito C.M. Almeida, Katrine Worsaae e Paulo Lana.

## Resumo

Com base em observações sistemáticas de poliquetas intersticiais vivos, filmados em vídeo digital, as estratégias de locomoção e alimentação foram aqui avaliadas e tratadas como principais descritores do comportamento. *Protodrilus* spp. (Protodrilidae), *Protodriloides* spp. (Protodriloididae), *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Saccocirridae) e *Polygordius eschaturus* (Polygordiidae) foram usados como modelos para testar a hipótese de que distintas estratégias de locomoção e de alimentação condicionam distintas preferências de habitats, em diferentes escalas espaciais. As estratégias de locomoção foram categorizadas como *ciliares* ou *musculares* e como *sedentárias* ou *móveis*. As estratégias de alimentação foram definidas como *depositíparas/ suspensívoras*, *palpos flexíveis/sem palpos*, *com/sem antena*, *busca ativa/ espera* e de *superfície/subsuperfície*. *Protodrilus* spp. e *Protodriloides* spp. mostraram estratégias de forrageamento móvel, com movimentos ciliares, busca ativa com palpos e hábito depositívoro. *Polygordius eschaturus* mostrou uma estratégia de espera depositívora com movimentos musculares e o uso de antenas. *Saccocirrus* sp. nov. 1 usa uma estratégia suspensívora de espera com movimentos musculares e o uso de palpos. As maiores abundâncias dos poliquetas intersticiais são determinadas primariamente pelo TMG (tamanho médio do grão), que representa a “herança geológica” do ambiente sedimentar na escala de centenas de quilômetros. O comportamento suspensívoro de subsuperfície, registrado pela primeira vez para um sacocirrídeo, pode ser intrigante, mas explica sua preferência por sedimentos grossos, com baixa esfericidade e grande espaço intersticial, tipicamente presentes nas partes superiores de praias reflectivas. Nossos resultados mostram que a diversidade de poliquetas intersticiais é ainda subestimada na região e que sua distribuição está fortemente condicionada pelo TMG e pela assimetria do sedimento de praias reflectivas.

## **Abstract**

We summarize herein the current knowledge on the distribution ecology of interstitial annelids from southern and southeastern Brazilian beaches. *Protodrilus* spp. (Protodrilidae), *Protodriloides* spp. (Protodriloididae), *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Saccocirridae) and *Polygordius eschaturus* (Polygordiidae) were used as models to test the hypothesis that different strategies of locomotion and feeding patterns affect habitat preference at different spatial scales. Locomotion patterns were categorized as *ciliary* or *muscular* and as *sedentary* or *motile*. Feeding patterns were defined as: *deposit- / suspension-feeder*, *flexible palps / without palps*, *with / without antennae*, *active search / sedentary* and *surface / subsurface feeder*. *Protodrilus* sp. and *Protodriloides* sp. displayed the foraging strategy "*mobile, ciliary movement, active search with palps and deposit-feeder*". *Polygordius eschaturus* displayed a "*sedentary deposit-feeding*" strategy by "*muscular movements and use of antennae*". *Saccocirrus* sp. has a "*sedentary suspension-feeding*" strategy by "*muscular movements and use of palps*". At large distribution scale (hundreds of kilometers), maximum abundance of interstitial annelids were determined primarily by AGS, which related to the geological origin of the depositional environment. This feeding strategy has never been reported for any *Saccocirrus* before and could be related to the preference for coarse well-sorted sediments, with low sphericity and expanded interstitial space. The role played by AGS and SKW in explaining and predicting the distribution of interstitial annelids strongly suggest that both factors may have been determinant of the evolutionary processes which led to the origin and dispersion of this and other meiofaunal groups.



## INTRODUÇÃO

Poliquetas intersticiais compartilham características como pequeno tamanho, segmentação pouco evidente, longos tentáculos (palpos) primariamente como os de espionídeos. Possuem poucos apêndices, parapódios ou cerdas, ou estão virtualmente desprovidos deles. Mantem frequentemente características larvais como ciliação ventral, bandas ciliares dorsais, protonefrídeo, ausência de musculatura circular, cérebro simples e apical, órgãos nucais, sistema nervoso próximo à epiderme, cordão nervoso ventral sem segmentação evidente e presença marcante de órgãos adesivos (Swedmark 1964, Westheide 1984, 1985, 1987, 2008, Purschke 1985, Orrhage 1974, Worsaae & Kristensen 2005).

Muitas espécies de poliquetos intersticiais são típicas de ambientes praias com sedimentos médios e grossos (Du Boys Reymond Marcus 1946, 1948, von Nordheim 1989, Westheide 2008, Villora-Moreno et al. 1991, Villora-Moreno 1997). Estas espécies prendem-se nos grãos ou conchas usando seus apêndices caudais e/ou glândulas epidérmicas adesivas especialmente em ambientes de alta hidrodinâmica (Du Boys Reymond Marcus 1946, Westheide 2008). A diversidade de poliquetas intersticiais está sabidamente correlacionada com a heterogeneidade dos ambientes intersticiais e o número de microhabitats disponíveis (Villora-Moreno et al. 1991). Estes animais estabelecem associações e seguem padrões de zonação que são razoavelmente bem definidos no meso e sublitoral (Westheide 1972, Di Domenico et al. 2009). São conhecidas migrações sazonais, zonações verticais e zonações associadas a feições formadas entre a zona de surfe e de espraiamento (Jouin 1970, Westheide 1972, Brasil 2009, Di Domenico et al. 2009).

Após quebrar ou colapsar na zona de surfe, as ondas se espraiam rapidamente para a face da praia e seus fluxos rasos se movem para frente e para atrás sobre a areia, na chamada zona de espraiamento ou “*swash*” (Masselink & Russel, 2006). Os eventos hidrodinâmicos do *swash* e da zona de surfe são agentes preponderantes de transporte de sedimento em relação a muitos outros agentes de transportes em águas muito rasas. Estes fluxos não lineares de circulação da água do mar atuam fortemente nos processos

de transporte de sedimento (Masselink & Russel, 2006) e devem condicionar diretamente os processos de colonização, especiação e na diversidade dos poliquetas intersticiais.

As zonas de espraçamento e de surfe de praias reflectivas, caracterizadas por maior tamanho de grão, alta inclinação, alto fluxo hidráulico e ausência de camada redox, associada com o padrão de ondas de praias expostas, fornecem um ambiente ideal para a ocorrência dos gêneros meiofaunais *Protodrilus*, *Protodriloides*, *Saccocirrus* e *Polygordius* (Di Domenico et al. 2009). Entretanto, as possíveis correlações entre a distribuição horizontal e vertical das famílias de poliquetas intersticiais e a herança geológica dos grãos de cada praia e as suas zonas de hidrodinamismo intenso permanecem pouco conhecidas. Espécies das famílias Protodrilidae, Protodriloididae, Saccocirridae e Polygordiidae são reconhecidas na literatura como móveis, sem mandíbula, comedoras de depósito de superfície e subsuperfície ou herbívoras (Fauchald & Jumars 1979, Westheide 2008), embora continuem escassas as informações factuais sobre sua história de vida.

Este capítulo teve como objetivo correlacionar a ocorrência, comportamento de locomoção e alimentação de poliquetas intersticiais com os processos sedimentares de praias arenosas em distintas escalas espaciais. Foram feitas observações sistemáticas de animais vivos, filmados em vídeo digital, considerando as estratégias de locomoção e alimentação como os principais descritores do comportamento. *Protodrilus* spp. (Protodrilidae), *Protodriloides* spp. (Protodriloididae), *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Saccocirridae) e *Polygordius eschaturus* (Polygordiidae) foram usados como modelos para testar a hipótese de que distintas estratégias de locomoção e de alimentação condicionam distintas preferências de habitats, em diferentes escalas espaciais. Para testar a preferência por habitats em macro (> 100 km) e mesoescalas (km) foram aplicados modelos de correlação entre a densidade das espécies de poliquetas intersticiais e parâmetros sedimentológicos de praias arenosas. As preferências por habitats na escala de metros foram avaliadas através da análise de amostras estratificadas na zona de espraçamento de praias reflectivas. Entender como os parâmetros ambientais agem em diferentes escalas é essencial para avaliar o

relacionamento entre preferência de habitats, comportamento e processos de especiação (Boake et al. 2002).

## MATERIAIS E MÉTODOS

### *Estratégias de alimentação e locomoção*

*Protodrilus* spp. (Protodrilidae), *Protodriloides* sp. (Protodriloididae), *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Saccocirridae) e *Polygordius eschaturus* (Polygordiidae) foram coletados na zona de espraiamento da praia do Estaleiro, Estaleirinho (Santa Catarina) e Mansa (Paraná), usando um tubo de PVC de 4,6 cm de diâmetro e 20 cm de altura.

A observação dos indivíduos vivos é essencial para a correta determinação de padrões de ciliação, coloração, estruturas reprodutivas e estruturas internas, que são diagnósticas na descrição de espécimes destes grupos (Westheide 2008). O relaxamento dos animais foi feito com uma solução isotônica de  $MgCl_2$  (Westheide 2008, Higgins & Thiel 1988).  $MgCl_2$  foi adicionado a água doce de torneira em um erlenmeyer até a salinidade de 36. As amostras biológicas foram colocadas em outro erlenmeyer, ao qual foi adicionada a solução isotônica de  $MgCl_2$ . As amostras foram então agitadas cautelosamente e deixadas de repouso por 10 minutos. O procedimento foi repetido 3 ou 4 vezes. O sobrenadante com os animais narcotizados foi passado rapidamente por uma peneira com malha de 0,063 mm. A peneira foi lavada com água do mar fresca numa placa de Petri para os animais serem reanimados. Placas de Petri com diferentes espécies de poliquetas e pouco sedimento foram incubadas em uma temperatura constante de 16°C e fotoperíodo de 12 h. Os animais permaneceram vivos por pelo menos um mês. Os poliquetas intersticiais foram alimentados com a diatomácea *Skeletonema* sp., cultivada em laboratório e plâncton coletado na praia com uma rede de malha de 0,063 mm. Apesar das evidentes diferenças entre o microcosmo de laboratório e o ambiente natural, observações frequentes e padronizadas podem garantir a qualidade dos dados sobre o comportamento de movimentação e alimentação.

Os animais foram observados sob estereomicroscópio Olympus SZH. Observações do comportamento de movimentação e alimentação foram gravadas usando uma câmera fotográfica Canon PowerShot S45 acoplada ao estereomicroscópio.

As estratégias de locomoção foram categorizadas como: 1 - *ciliares*, para os animais que deslizavam horizontalmente sobre a placa de Petri ou *musculares*, para os animais que “chicoteavam” em movimentos sinusoidais; e 2 - *sedentárias*, quando os animais ancoravam enrolados no seu eixo e não mostravam deslocamentos horizontais ou *móveis*, quando os animais se deslocavam horizontalmente. O comportamento sedentário pode ser fortemente influenciado pela ausência de grão de areia. No caso das espécies com movimentos musculares, há necessidade de apoio tridimensional dos grãos de sedimento. Entretanto, considerando que o efeito de energia de ondas no deslocamentos das primeiras camadas de grãos em praias arenosas podem muitas vezes produzir esta condição de habitat, este comportamento pode ser condicionante para o estabelecimento dos indivíduos nesta zonas e por isso foi também considerado em nossas análises.

As estratégias de alimentação foram definidas como: 1 - *depositívoros*, para os animais que usavam os palpos para buscar grãos de areia e colocá-los embaixo da boca, ou *suspensívoros*, quando os animais ancorados realizavam movimentos helicoidais com os palpos trazendo partículas da coluna d’água para a boca (Pardo & Amaral 2004); 2 - com *palpos flexíveis*, para os animais com capacidade de movimentos de alongamento e contração dos apêndices nucais, ou *sem palpos*; 3 - *com/sem antena*, para a presença ou não de apêndices nucais rijos; 4 - *busca ativa*, quando os animais se deslocavam horizontalmente entre grãos na busca de alimento, ou *espera*, quando faziam a busca ancorados (Jouin 1970); e 5 - *superfície/subsuperfície*, classificação baseada nos resultados da preferência de habitat em pequena escala (ver resultados). Além da observação direta dos animais vivos, a literatura pertinente foi consultada para confirmar hábitos de locomoção e alimentação (Jouin 1970, Fauchald & Jumars 1979, Westheide 2008).

### ***Preferências de habitat em escala horizontal***

As coletas foram feitas em seis praias arenosas ao longo de 160 km de costa dos estados do Paraná (PR) e Santa Catarina (SC). As praias foram pré-selecionadas de acordo com seus tipos morfodinâmicos, conforme trabalhos de Barros et al. (2001), Borzone et al. (1996) e Klein & Menezes (2001), compreendendo duas praias reflectivas, Mansa e Estaleiro, duas praias intermediárias, Nereidas e Ilhota e duas praias dissipativas, Atami e Navegantes (Fig. 1).

As coletas foram repetidas em cada praia no inverno e verão, com a amostragem de três transectos por praia (1, 2 e 3), aleatorizados pela distância (entre 50 e 100 metros) e pelo sentido (Norte ou Sul), com dois pontos amostrais em cada transecto, um localizado na porção saturada do mesolitoral inferior sob influência do espraçamento de ondas, e outro localizado na porção intermediária da zona de surfe. Em cada ponto foi delimitada uma área de 9 m<sup>2</sup>, na qual foram tomadas aleatoriamente 6 réplicas com auxílio de um tubo de PVC com 4,6 cm de diâmetro e 10 cm de altura, totalizando 36 réplicas por praia em cada estação do ano. Os pontos localizados na porção intermediária da zona de surfe foram tomados na profundidade padronizada de 1,2 m, sempre em maré baixa de sizígia.

### **Preferências de habitat em escala vertical**

As amostras para avaliar a preferência por habitats foram tomadas em três pontos na zona de espraçamento das praias de Estaleiro e Estaleirinho por serem classificadas como reflectivas por Klein & Menezes (2001). As distâncias entre os pontos variaram entre 100 m e 150 m em cada praia.

Em cada ponto amostral, 5 réplicas aleatórias foram tomadas dentro de uma área de 9 m<sup>2</sup> usando um tubo de 3.6 cm de diâmetro e 40 cm de altura. As réplicas foram estratificadas em quatro estratos com 10 cm, começando pela camada mais superficial (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm e 30-40 cm). Um total de 60 réplicas por praia foi coletado.

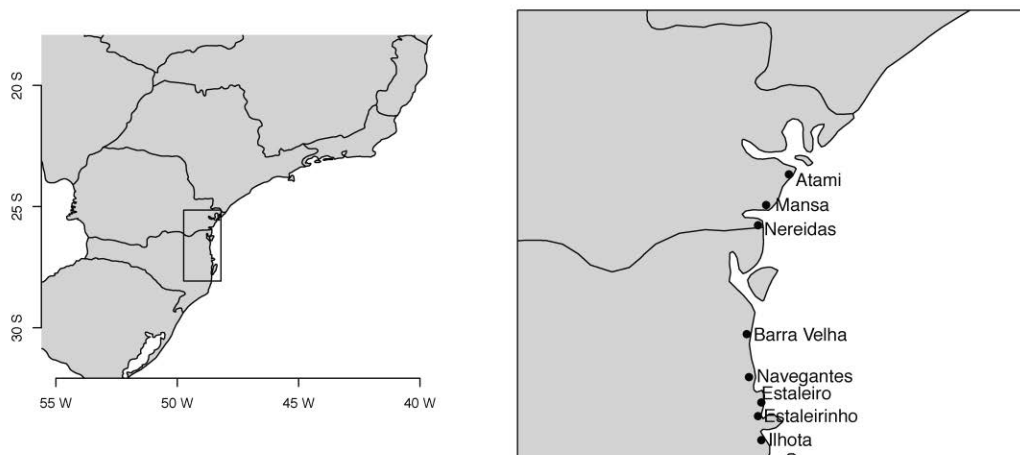


Fig. 1. Área de estudo com a localização das praias amostradas

### **Rotinas de laboratório**

As amostras foram acondicionadas em potes plásticos, etiquetadas e posteriormente acomodadas em uma caixa de isopor com gelo para relaxamento dos organismos. Em laboratório as amostras foram fixadas em solução de formol salino a 4 % (Westheide 2008).

Para análise quantitativa e extração dos poliquetas do sedimento, as amostras foram inicialmente lavadas através de peneira com 0,062 mm para a retenção da meiofauna. Após a lavagem, foi utilizado o método de flotação com solução de sílica coloidal Ludox TM 50, ajustada a uma gravidade específica de 1.15, para separação dos organismos por diferença de densidade (Somerfield et al. 2005, Higgins & Thiel 1988).

### **Levantamento de dados ambientais**

Medidas de salinidade, temperatura, granulometria e amostras de microfitobentos foram tomadas em todos os pontos amostrais em ambas as

abordagens espaciais, em cada perfil, nas chamadas zona de espraiamento e zona de surfe e nas mesmas profundidades e estratos (10 cm – 40 cm) padronizados para as coletas dos animais. A temperatura foi obtida por meio de termômetro enterrado no sedimento e a salinidade com um refratômetro em cada ponto amostral. Para a análise granulométrica e dos teores de matéria orgânica e carbonatos foram coletadas duas amostras de sedimento com um amostrador manual de 4,6 cm de diâmetro, até 10 cm de profundidade em cada um dos pontos estabelecidos. As amostras foram processadas segundo metodologia descrita em Suguio (1973) para peneiramento em intervalos de 0,5 phi e pipetagem em intervalos de 1 phi (quando necessária). Os parâmetros granulométricos foram obtidos com o pacote *rysgran* (na linguagem de programação R (R Development Core Team 2011)), pelo método de McCammon (1962). Para a determinação do teor de carbonatos, uma fração da amostra do sedimento foi exposta à dissolução ácida com ácido clorídrico (HCl) a 10% de volume. O teor de matéria orgânica foi determinado pela queima de 5 gramas do material coletado em forno mufla a 500°C por oito horas. As determinações de permeabilidade foram baseadas em ensaios geotécnicos em tubos abertos de PVC (permeâmetro) segundo o método descrito por Caputo (1980), sendo as amostras obtidas na região superior do mesolitoral, em cada um dos perfis.

Para a análise dos pigmentos fotossintéticos em cada ponto amostral das 6 praias estudadas foram coletadas 3 amostras do centímetro superior do sedimento, amostrado com uma seringa de plástico de 2,5 cm de diâmetro por 1 cm de altura. As amostras foram acondicionadas em potes de plástico escuros e congeladas para posterior análise dos pigmentos. Para a extração da clorofila *a* e feopigmentos foram adicionados 15 cm<sup>3</sup> de acetona 90 % nas amostras ainda congeladas. As amostras foram mantidas em freezer (-12 °C) por 24 horas. Em seguida, o sedimento foi separado da solução através da filtragem em algodão. Os teores de clorofila *a* e feopigmentos foram determinados através das leituras das absorbâncias a 665 e 750 µm antes e após acidificação com HCl 2N em um espectrofotômetro. As concentrações de clorofila *a* e feopigmentos foram calculadas pela equação de Lorenzen (1967).

Dados de declividade da praia, altura de onda ( $H_b$ ), período de onda ( $T$ ), período de espraçamento de onda ( $T_s$ ), desnível do espraçamento, largura do espraçamento e largura da zona de surfe foram obtidos no próprio campo em cada um dos perfis. Os dados de temperatura do ar, pluviosidade, intensidade, direção e velocidade do vento foram obtidos nas estações meteorológicas de Pontal do Sul e Itajaí para ambas as estações (inverno, verão). A variação da maré astronômica foi acompanhada através do *software* disponível online WXTide32 versão 4.5 (Hopper 2006).

As praias foram classificadas em seus diferentes estágios morfodinâmicos por meio da aplicação do cálculo do parâmetro adimensional de velocidade de queda do grão (Dean 1973) adaptado para praias naturais por Wright & Short (1984):  $\Omega = H_b / (W_s T)$ , onde,  $H_b$  é a altura significativa de quebra da onda;  $W_s$  é a velocidade de decantação do sedimento e  $T$  o período de onda. O tipo de quebra de onda e as características de dissipação de energia na zona de surfe foram calculados pelo *surf scaling parameter* ( $\varepsilon$ ) (Guza & Inman 1975), onde:  $\varepsilon = a_b \omega^2 / g \tan^2 \beta$ , sendo  $a_b$  amplitude de quebra de onda,  $\omega$  a frequência de radiação de ondas ( $2\pi/T$ ),  $g$  a aceleração da gravidade e  $\beta$  o gradiente da praia.

Todos os dados ambientais foram apresentados no capítulo 1 da dissertação de mestrado de Maikon Di Domenico (2007).

### **Análise dos dados**

Para a categorização das estratégias funcionais, partimos de várias premissas. Poliquetas de corpos menores e mais finos, com banda ciliar médio-ventral, disposição longitudinal ordenada de glândulas epidérmicas e presença de glândulas adesivas segmentares ventrais são capazes de alta mobilidade intersticial (Jouin 1970). As espécies verdadeiramente intersticiais, como muitos dos *Protodrilus* (clado 3 e 4, capítulo 3), estão condicionadas a sedimentos constantemente retrabalhados, e podem migrar verticalmente para camadas mais profundas, como é o caso de *P. similis*, *P. adhaerens* (Jouin 1970) e *Protodrilus* sp. nov. 1 e *Protodrilus corderoi* (Capítulo 1). Por outro lado, poliquetas intersticiais com musculatura



e palpos mais desenvolvidos e mais glândulas adesivas pigidiais vivem em camadas mais superficiais e apresentam um hábito de vida semi-sedentário em ambientes com alto hidrodinamismo, como no caso de *Protodrilus brevis* (Jouin 1970), *Saccocirrus* sp. nov. 1 e *Polygordius eschaturus* (Capítulo 1).

Com base nestas premissas, as densidades de *Protodrilus* spp. (Protodrilidae), *Protodriloides* spp. (Protodriloididae), *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Saccocirridae) e *Polygordius eschaturus* (Polygordiidae) foram usadas como modelos para testar a hipótese genérica de que se distintos padrões morfo-funcionais relacionados a estratégias de locomoção e de alimentação dos poliquetas intersticiais ocorrem em praias arenosas, distintas preferências de habitats também deverão ocorrer em diferentes escalas espaciais.

As preferências de *Protodrilus* spp. (Protodrilidae), *Protodriloides* spp. (Protodriloididae), *Saccocirrus* sp. nov. 1 (Saccocirridae) e *Polygordius eschaturus* (Polygordiidae) por habitats em grandes (> 100 km) e meso escalas (km) foram testadas por modelos de correlação entre o número de espécies registradas e o tamanho médio de grão (TMG) e a assimetria (SKW). Embora estes dois parâmetros granulométricos possam não ser os únicos fatores que influenciam a abundância de poliquetas intersticiais em ambientes praias, podem muito bem limitar a abundância máxima atingível para uma espécie. Estudos morfodinâmicos de praias arenosas apontam o TMG e a SKW como os dois parâmetros granulométricos que mais bem descrevem a gênese e os processos de retrabalhamento em ambientes deposicionais costeiros (Román & Achab 1999, Jackson et al. 2005, Siegle & Calliari 2008). Em grande escala, o TMG é o parâmetro que mais se relaciona com a origem geológica do ambiente deposicional (Jackson et al. 2005). Grãos maiores refletem uma maior proximidade do embasamento cristalino, enquanto grãos mais finos refletem o oposto (Jackson et al. 2005). Dentro de cada ambiente deposicional a relação entre os agentes de transporte e os processos deposicionais são refletidos pelos valores de assimetria (SKW) da distribuição granulométrica (Román & Achab 1999, Siegle & Calliari 2008). Os valores negativos de SKW representam a zona de arrebatamento (surfe), onde a energia das ondas possuem maior competência para o transporte de grãos, enquanto que os valores positivos representam a zona de espraçamento, onde as ondas perdem a energia e a competência

para o transporte de grãos (Masselink & Puleo 2006, Román & Achab 1999, Siegle & Calliari 2008). Como tal, o TMG e o SKW podem ser utilizados como indicadores de confiança de habitats ótimos para poliquetas intersticiais.

A fim de testar os valores ótimos de TMG e SKW preditores da máxima abundância de poliquetas intersticiais, modelos de regressão de quantílicas *spline* (Koenker et al. 1994, Koenker 2005) foram construídos para o percentil de 95 (o valor abaixo do qual se espera que 95% da abundância caia, chamado o  $\tau = 0,95$ ) utilizando metodologia proposta por Anderson (2008). Os modelos foram ajustados com a função `rq()` (parte do pacote "*quantreg*" de Koenker 2005) combinada com a função `bs()` (parte do pacote "*splines*", ver Hastie 1993) na linguagem de programação R (R Development Core Team 2011). A função `bs()` é uma maneira flexível para a construção B-*spline* e é ajustável à um determinado grau de polinômio. O grau adequado para o polinômio (resultando de um determinado número de parâmetros para o modelo de *spline*) foi determinado para o TMG e SKW usando a versão corrigida para amostras pequenas do Critério de Informação Akaike ( $AIC_C$ ) ( $AIC_C$ , ver Hurvich & Tsai 1989, Burnham & Anderson 2002). O valor no qual a número médio de indivíduo por *core* (usado como o indicador de abundância) atingiu o máximo para o TMG e SKW foi identificado como o ótimo da abundância. Intervalos de confiança de 95% foram obtidos para o ótimo estimado reaplicando 10000 aleatorizações sobre o modelo para cada um dos pares de amostras (*bootstrapped sample pairs*).

Diferenças entre as médias das densidades de *Protodrilus* spp., *Protodriloides* spp., *Saccocirrus* sp. nov. 1 e *Polygordius eschaturus* por 10 cm<sup>2</sup>, e número de táxons foram testadas individualmente por uma ANOVA que seguiu o modelo estatístico: estrato (4 níveis, fixo), praia (2 níveis, aleatórios e ortogonal ao estrato) e ponto (3 níveis, aleatórios e hierárquicos à praia). O teste *a posteriori* Student-Newman-Keuls (SNK) foram realizados quando o fator profundidade do modelo foi significativo. A normalidade dos resíduos e homogeneidade das variâncias foram verificadas respectivamente pelo teste de Kolmogorov-Smirnov e os testes de Cochran. Na ausência de homogeneidade os dados foram transformados (Underwood 1997). As diferenças das médias dos táxons entres os estratos de 0-10, 10-20, 20-30 e

30-40, foram usadas para testar a hipótese de que se os padrões de locomoção e alimentação forem distintos, então distintas preferências por habitats (extratos) também serão esperadas em praias reflectivas, independentemente da praia e do ponto amostrado.

Graus de liberdade, estimativa da média dos quadrados, *F*-razão e *p*-valor para análises univariadas foram calculadas de acordo com Underwood (1997). Todas as análises de variância foram realizadas utilizando o pacote GAD (Sandrini-Neto & Camargo 2011) disponível no software R (R Development Core Team 2011).

## RESULTADOS

### Dados ambientais

Os dados ambientais foram tabelados no capítulo 1 da dissertação de mestrado de Maikon Di Domenico e podem ser acessados no link <http://dspace.c3sl.ufpr.br/dspace/handle/1884/10945>.

### Estratégias de alimentação e locomoção

*Protodrilus* spp. e *Protodriloides* sp. mostraram estratégias de forrageamento móvel, com movimentos ciliares, busca ativa com palpos e hábito depositívoro. *Protodrilus corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1 têm glândulas epidérmicas dispostas ordenadamente ao longo do corpo e glândulas adesivas segmentares ventrais (capítulo 1). *Polygordius eschaturus* mostrou uma estratégia sedentária, com comportamento de espera, movimentos musculares e o uso de antenas. *Saccocirrus* sp. nov. 1 apresentou uma locomoção muscular de 'natação' por movimentos ondulatórios sinusoidais com as contrações da musculatura longitudinal e também comportamento de espera ao aderir a grãos usando as glândulas adesivas dos apêndices pigidiais. Quando grudados aos grãos de areia, estes animais usam os palpos grandes com movimentos helicoidais para puxar os alimentos disponíveis para sua boca. O comportamento sedentário

pode ser fortemente influenciado para espécies com movimentos musculares que necessitam de apoio tridimensional dos grãos de sedimento, que quando condicionadas a camadas muito finas de sedimento podem se aderir aos grãos. Entretanto, considerando que o efeito de energia de ondas e o deslocamentos das primeiras camadas de grãos em praias arenosas podem muitas vezes produzir esta condição de habitat, este comportamento pode ser condicionante para o estabelecimento dos indivíduos nesta zonas e por isso foram considerados em nossas análises.

### **Preferências de habitat em escala horizontal**

A correlação da abundância de *Saccocirrus* sp. nov. 1 com TMG revelou uma correlação não-linear unimodal assimétrica (Fig. 2.), com valores ótimos entre os diâmetros de 0,8 e 2,7 phi e um pico de abundância em 1,4 phi (Tabela 1). A distribuição da abundância de protodrilídeos com TMG decresceu enquanto o tamanho de grão diminuía, com valores ótimos entre os diâmetros de 0,3 e 1,2 phi e pico de abundância em 0,4. A abundância de protodriloidídeos revelou uma correlação não-linear bimodal assimétrica com TMG, com valores ótimos entre os diâmetros de 0,8 e 3,1 phi e um pico bastante elevado de abundância em 2,2 phi. Entretanto, esta relação e os valores extremos estimados pelo modelo devem ser interpretados com cautela, pois estas estimativas são fortemente influenciadas por valores extremos. A abundância de *Polygordius eschaturus* não se correlacionou significativamente com TMG, pois esta espécie ocorreu em grande abundância em um único ponto da zona de espraiamento da praia de Estaleiro. A distribuição da abundância de *Saccocirrus* sp. nov. 1 com SKW (Fig. 3), apresentou uma correlação não-linear bimodal com valores ótimos entre -0,3412 e 0,15 phi e um pico bastante elevado na abundância em 0,097 phi e outro pouco elevado em -0,25. Os protodrilídeos também revelaram uma correlação não-linear bimodal com SKW, com um pico de abundância em -0,3 e outro mais elevado em 0,03 phi. Os protodriloidídeos revelaram uma correlação não-linear com a SKW, com um pico bastante baixo de

abundância em 0,15 phi. A abundância de *Polygordius eschaturus* também não revelou qualquer correlação com SKW.

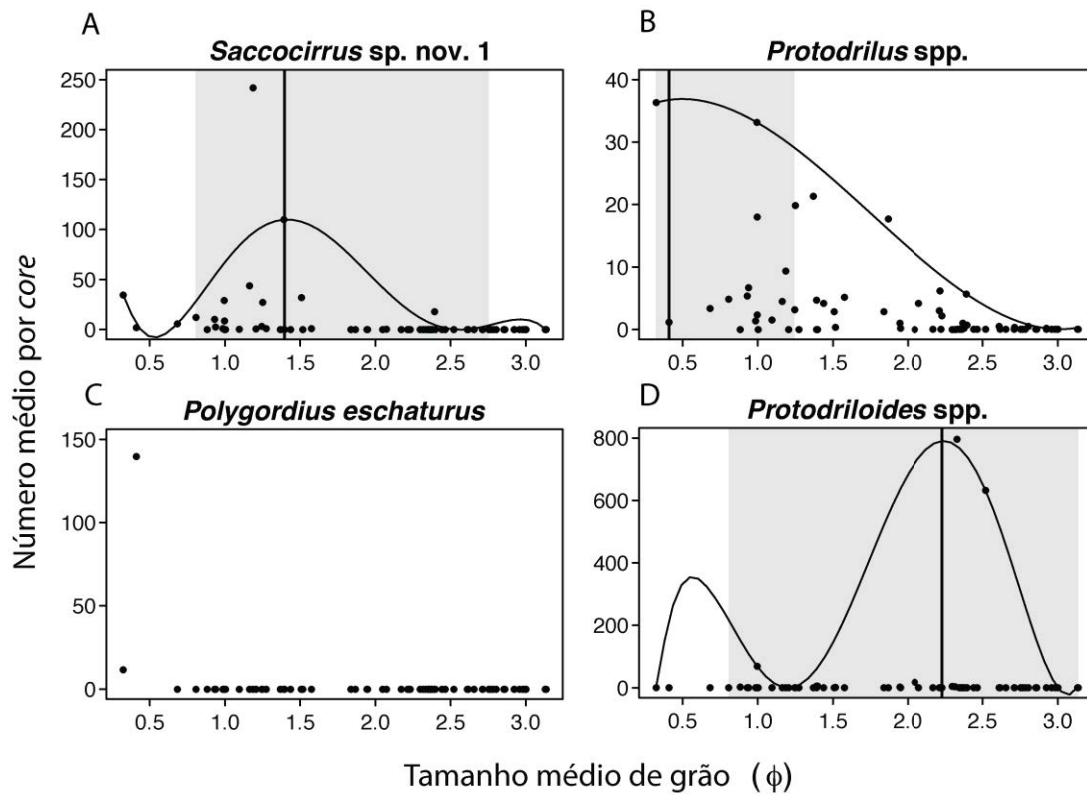


Fig. 2. Estimativa do tamanho de grão ótimo (e intervalo de confiança de 95% baseado em 10000 aleatorizações, em cinza) para a maior densidade esperada de (A) *Saccocirrus* sp. nov. 1, (B) *Protodrilus* spp., (C) *Polygordius eschaturus* e (D) *Protodriloides* spp., obtida por modelo de regressão quantílico *spline*

Tabela 1. Estimativa do tamanho médio de grão ótimo (e intervalo de confiança de 95% baseado em 10000 aleatorizações) para cada um dos táxons mais abundantes obtidos por modelo de regressão quantílica *spline* (do grau indicado)

Nome	Grau	Est. ot. $\phi$	95% IC
<i>Saccocirrus</i> sp. nov.1	5	1.396	(0.806, 2.753)
<i>Protodrilus</i> spp.	3	0.410	( <sup>†</sup> 0.323, 1.244)
<i>Protodriloides</i> sp.	5	2.231	(0.806, 3.134 <sup>‡</sup> )
<i>Polygordius eschaturus</i>	5	NA	NA

NA - Ausência de correlação clara de *Polygordius eschaturus* com o tamanho médio de grão. Intervalos de confiança (IC) com estimativas iguais ou maiores que os valores extremos máximos (<sup>‡</sup>) ou mínimos (<sup>†</sup>) do conjunto de dados usado no modelo devem ser tratados com cautela.

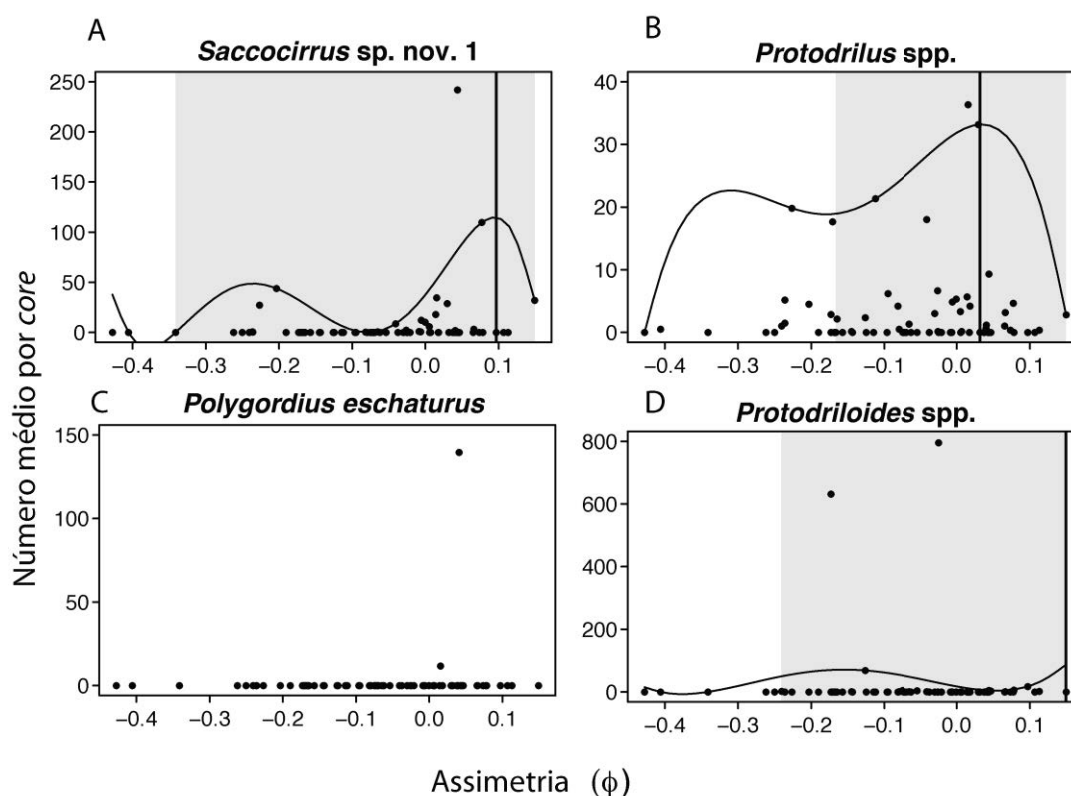


Fig. 3. Estimativas da assimetria da distribuição granulométrica ótima (intervalo de confiança de 95% baseado em 10000 aleatorizações, em cinza) para o maior número esperado de (A) *Saccocirrus* sp. nov. 1, (B) *Protodrilus* spp., (C) *Polygordius eschaturus* e (D) *Protodriloides* spp., obtida por modelo de regressão quantílico *spline*.

Tabela 2. Estimativas da assimetria ótima (e intervalo de confiança de 95% baseado em 10000 aleatorizações) para cada um dos táxons mais abundantes obtidos por modelo de regressão quantílica *spline* (do grau indicado).

Name	Grau	Est. ot.	95% IC
<i>Saccocirrus</i> sp. nov. 1	5	0.0968	(-0.3412, 0.1492 <sup>‡</sup> )
<i>Protodrilus</i> spp.	4	0.0317	(-0.1666, 0.1492 <sup>‡</sup> )
<i>Protodriloides</i> sp.	4	0.1492	(-0.2406, 0.1492 <sup>‡</sup> )
<i>Polygordius eschaturus</i>	3	NA	NA

NA - Ausência de correlação clara de *Polygordius eschaturus* com o tamanho médio de grão. Intervalos de confiança (IC) com estimativas iguais ou maiores que os valores extremos máximos (‡) ou mínimos (†) do conjunto de dados usado no modelo devem ser tratados com cautela.

### Preferências de habitat em escala vertical

A diversidade de poliquetas intersticiais foi menor nos primeiros 10 centímetros do sedimento (Fig. 4, Tabela 3). As densidades de *Protodrilus* spp. foram maiores entre 10 e 40 cm de profundidade. *Polygordius eschaturus* teve uma distribuição fortemente agregada em manchas, com preferência pelo estrato de 20-30 cm de profundidade, porém dependente da praia e do ponto amostral. *Saccocirrus* sp. nov. 1 foi encontrada de 10 a 40 cm de profundidade, porém sua maior densidade foi registrada nos primeiros 10 centímetros.

Tabela 3. Análise de variância para os táxons selecionados. Termos significativos de interesse estão destacados em negrito. <sup>1</sup>transformação para raiz quadrada, <sup>2</sup>transformação para ln(x+1).

	gl	Número de táxons			<i>Protodrilus</i> <sup>2</sup>		
		QM	F	p	QM	F	p
Praia = Pr	1	9.633	4.898	0.091	0.016	0.011	0.921
Estrato = Es	3	6.600	16.054	<b>0.024</b>	8.921	40.260	<b>0.006</b>
Es × Pr	3	0.411	0.346	0.793	0.222	0.453	0.720
Ponto(Pr)	4	1.967	2.384	0.057	1.440	3.646	0.008
Es × Po(Pr)	12	1.189	1.441	0.161	0.489	1.239	0.268
Resíduo	96	0.825			0.395		
SNK		<b>Es: 10 &lt; 20 = 30 = 40</b>			<b>Es: 10 &lt; 20 = 30 = 40</b>		
	gl	<i>Polygordius</i> <sup>2</sup>			<i>Saccocirrus</i> <sup>1</sup>		
		QM	F	p	QM	F	p
Praia = Pr	1	10.678	1.019	0.367	0.00001	0.00001	0.995
Estrato = Es	3	1.186	1.158	0.453	1.692	21.798	<b>0.015</b>
Es × Pr	3	1.024	0.919	0.461	0.078	0.161	0.921
Ponto(Pr)	4	10.479	48.632	<0.001	0.253	0.811	0.521
Es × Po(Pr)	12	1.114	5.168	<0.001	0.483	1.548	0.121
Resíduo	96	0.216			0.312		
SNK		—			<b>Es: 10 &gt; 20 = 30 = 40</b>		

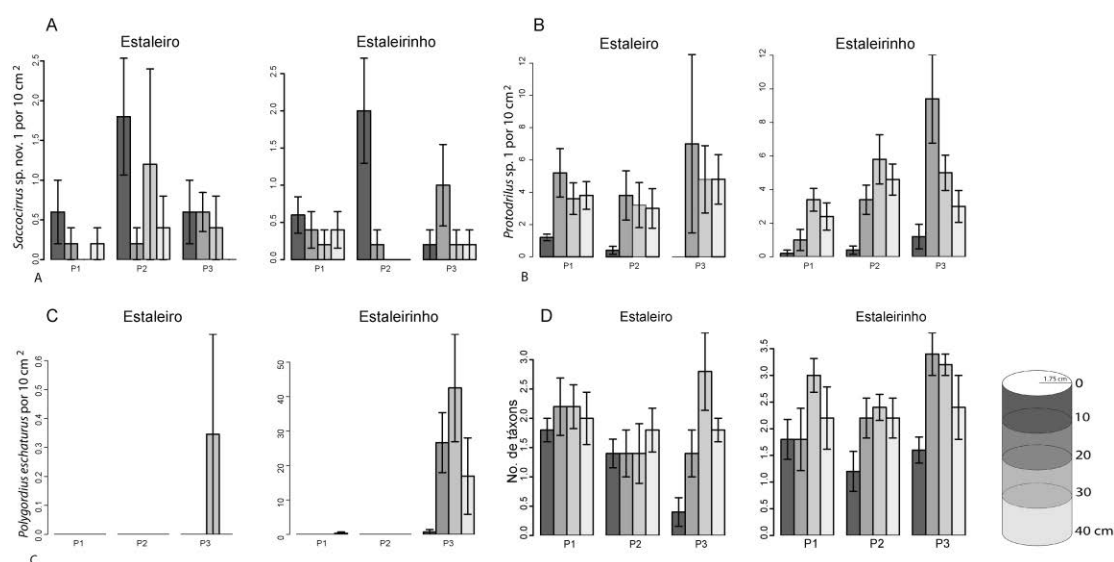


Fig. 4. Densidade de (A) *Saccocirrus sp. nov.1*, (B) *Protodrilus spp.*, (C) *Polygordius eschaturus* por 10 cm<sup>2</sup> e (D) Número de táxons nas praias de Estaleiro e Estaleirinho, em 3 pontos (P1, P2, P3), em quatro estratos do sedimento (0-10, 10-20, 20-30, 30-40 cm).



## DISCUSSÃO

Os padrões comportamentais observados não refutam a hipótese central testada, na medida em que diferentes estratégias de alimentação e mobilidade resultaram em distintos padrões de distribuição horizontal e vertical, por sua vez relacionados com os processos de sedimentação e erosão de praias arenosas.

Bancos de areia da zona de surfe protegem a face da praia do ataque das ondas e são uma expressão primária de transporte de sedimentos perpendiculares à costa (Hoefel & Elgar 2003). Durante as tempestades, o nível de água na zona de arrebentação é elevado devido ao *set-up* da onda. Como resultado, a parte superior ou face da praia torna-se muito inclinada em relação ao novo nível de água. Com isto, a quebra de ondas e o fluxo de retorno típicos da zona de surfe iniciam os processos de erosão na face da praia não porque a lavagem da onda seja mais forte do que a irrupção, mas porque as ondas estão operando em uma parte da praia moldada por processos de espraçamento (Masselink & Puleo 2006). Durante tempestades e ressacas, mais comuns no inverno, as ondas intensas quebrando na face da praia, originam fortes correntes que carregam sedimentos em direção ao mar, o que resulta na migração de areia para alto mar, como ocorreu em praias refletivas e intermediárias de Estaleiro, Ilhota e Nereidas. Este não é único processo morfodinâmico modelador da distribuição dos poliquetas intersticiais, mas certamente explica as correlações entre a sua abundância e as características texturais do sedimento (Jouin 1970, von Nordhein 1989), mais especificamente ao TMG e a SKW.

Nas escalas maiores, de centenas de quilômetros, a abundância máxima dos poliquetas intersticiais, com exceção de *Polygordius eschaturus*, foi determinada principalmente pelo tamanho médio de grão (TMG), que está correlacionado com a origem geológica do ambiente deposicional (Jackson et al. 2005). Praias reflectivas com valores mais elevados de TMG representam ambientes ideais para a ocorrência de *Saccocirrus* sp. nov. 1, *Protodrilus* sp. nov. 1, *Protodrilus corderoi* e *Polygordius eschaturus*, enquanto praias

intermediárias com tamanho de grão médio representam o ótimo para *Protodriloides* sp. Dentro de cada praia (na escala de quilômetros) a relação entre os agentes de transporte de partículas e os processos deposicionais, inferida pela assimetria (SKW) da distribuição granulométrica (Román & Achab 1999, Siegle & Calliari 2008), determinou a zona hidrodinâmica ideal. Altas abundâncias de *Saccocirrus* sp. nov. 1 e *Protodrilus* spp., correlacionadas com valores negativos de SKW representam a zona de arrebentação na praia de Estaleiro no inverno, e valores positivos representam a zona de espraimento. *Protodriloides* spp. teve um pico ótimo para valores negativos que representam a zona de surfe de praias intermediárias. Os valores negativos de SKW representam a zona de arrebentação, onde a energia das ondas possui mais competência para o transporte de grãos. Valores positivos representam a zona de varrido, onde as ondas perdem a energia e a competência para o transporte de grãos (Masselink & Puleo 2006, Román & Achab 1999, Siegle & Calliari 2008). Desta forma, valores de TMG e SKW podem ser utilizados como *proxies* ou preditores confiáveis de habitats intersticiais ótimos para *Saccocirrus* sp. nov. 1, *Protodrilus* spp. e *Protodriloides* spp.

Em geral, os gêneros *Protodrilus* e *Saccocirrus* foram os mais frequentes e mais correlacionados com os parâmetros indicadores da zona de espraimento das praias reflectivas, com maior tamanho de grão, assimetria positiva, maior inclinação, maior fluxo hidráulico e clima de ondas de uma praia exposta. Ocasionalmente estes animais podem estar associados à zona de arrebentação, devido principalmente à forte energia de ondas no inverno. Estes ambientes proporcionam habitats ideais para a ocorrência deste poliquetas intersticiais (Di Domenico *et al.*, 2009). A maioria das espécies destes gêneros foram reportadas em ambientes praias intermareais com sedimentos médios e grossos (Marcus, 1946 e 1948; von Nordheim, 1989, Westheide, 2008; Villora-Moreno *et al.*, 1991 e 1997). Esses poliquetas se agarram aos grãos ou conchas com seus apêndices caudais e sua pele pegajosa, devido à presença de glândulas adesivas ao longo do corpo e da cauda (Du Boys-Reymond Marcus 1946, Jouin 1970, Westheide 2008).

Fauchald & Jumars (1979), estudando as guildas alimentares de poliquetas, classificaram os Protodrilidae como comedores de depósito de superfície ou herbívoros, móveis e sem mandíbulas, e os Saccocirridae como cavadores, móveis e sem mandíbulas.

*Saccocirrus* sp. nov. 1 apresentou uma típica locomoção muscular de 'natação' por movimentos ondulatórios sinusoidais com contrações da musculatura longitudinal, além de comportamento de espera ao aderir a grãos usando as glândulas adesivas dos apêndices pigidiais. Quando grudados aos grãos de areia, estes animais usam os palpos grandes com movimentos helicoidais para puxar os alimentos disponíveis para a boca. O mesmo padrão foi observado em *Protodrilus brevis* Jouin 1970, em fundos de areia muito grossa em Nápoles (Mar Mediterrâneo) e em espionídeos (Dauer et al. 1981, Pardo & Amaral 2004). Du Boys-Reymond Marcus (1946) manteve espécimes de *Saccocirrus gabriellae* (grupo "krusadensis", Capítulo 1 e 2) em laboratório com diatomáceas e pedaços de *Enteromorpha*. *Saccocirrus* sp. nov. 1 (grupo "*papillocercus*", Capítulo 1 e 2) pode se alimentar de fitoplâncton e outras fontes de alimentação trazidas pela água da zona espriamento, filtrada pelas primeiras camadas do sedimento. Além disso, a produção primária do microfitobentos também pode ser detectada abaixo dos primeiros milímetros superficiais dos sedimentos arenosos, até 2-3 mm, constituindo uma fonte adicional de energia (Jesus et al. 2006, McLachlan & Brown 2006). Nossos resultados mostraram um típico comportamento de espera de *Saccocirrus* sp. nov.1. Animais aderidos aos grãos por suas glândulas adesivas pigidiais realizam uma alimentação suspensívora ativa de superfície / subsuperfície.

O grupo "*krusadensis*" normalmente ocorre no sublitoral e mesolitoral de recifes e costões rochosos (ver Brown 1981; Du Boys-Reimond Marcus 1946) e suas espécies são classificadas como detritívoras e raspadoras de bactérias e diatomáceas (Du Boys-Reimond Marcus 1946; Jouin & Gambi 2007). O grupo "*papillocercus*" normalmente ocorre no mesolitoral de praias arenosas tropicais com alta hidrodinâmica (Du Boys-Reimond Marcus 1948), e suas espécies são referidas como provavelmente carnívoras (Brown 1981, Jouin & Gambi 2007). Para o sucesso adaptativo de detritívoros e raspadores, uma faringe muscular para a obtenção de matéria orgânica de

pequenas dimensões e a presença de cílios ventrais para auxiliar na coleta de partículas são caracteres essenciais e provavelmente selecionados na história evolutiva do clado “*krusadensis*”. Da mesma maneira, para viver em ambientes de alta energia não seria útil possuir cerdas capilares liradas longas, que podem se desgastar e quebrar, como no caso do clado “*papillocercus*”. Além disso, partículas ingeridas diretamente por *Saccocirrus* sp. nov. 1 (capítulo 1), como detritos, grãos de areia e plástico indicam que o animal também está adaptado para o hábito depositívoro de alimentação. O posicionamento basal de *Saccocirrus* sp. nov. 1 dentro do grupo “*papillocercus*” na filogenia do capítulo 2, sugere que os padrões de alimentação apresentam uma plasticidade maior do que aquela antes presumida para o grupo (Brown 1981, Jouin & Gambi 2007).

O comportamento de *Saccocirrus* sp. nov. 1 é muito parecido com o de várias espécies de espionídeos, que podem modificar seu comportamento de forrageio em função de mudanças no ambiente (Dauer et al. 1981, Pardo & Amaral 2004). Animais com o potencial de mudar seu comportamento alimentar são típicos de ambientes onde há mudanças rápidas no fluxo de água, como acontece na zona intertidal (Pardo & Amaral 2004). Este comportamento também pode estar relacionado com a transição evolutiva entre animais que se alimentam diretamente sobre o sedimento com a probóscide e animais que usam tentáculos (palpos), como alguns representantes na ordem Spionida (Dales 1963) e Protodrilida (Jouin 1970). O comportamento suspensívoro de um animal intersticial, registrado pela primeira vez para um sacocirrídeo, pode ser intrigante, mas explica sua preferência por sedimentos grossos, com baixa esfericidade e grande espaço intersticial, tipicamente encontrados nas partes superiores de praias reflectivas (Jouin 1970).

*Protodrilus corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1 foram as duas espécies tratadas conjuntamente como *Protodrilus* spp. neste capítulo. A decisão em manter o táxon no nível de gênero se deveu à dificuldade da identificação específica após a fixação em formol salino a 4%. *Protodrilus* spp. foram dominantes abaixo dos primeiros 10 centímetros do sedimento da zona de espraimento de praias reflectivas. Estas espécies são filogeneticamente relacionadas com *P. hypoleucus* e *P. similis*, e *P. adherens* e *P. gracilis*

(capítulo 3). Em geral, ocorrem nos espaços intersticiais subsuperficiais de ambientes de praias de alto hidrodinamismo (von Nordheim 1989, Du-Boys Reymond Marcus 1948, Jouin 1970). Formam um clado de *Protodrilus* com corpos menores e mais finos, com ciliação pouco desenvolvida, com uma tendência a uma disposição longitudinalmente ordenada de glândulas epidérmicas, presença de glândulas adesivas segmentares ventrais, características tipicamente relacionadas com elevada mobilidade intersticial (Jouin 1970). O pequeno tamanho parece ser determinante para a exploração de ambientes de alta energia, como forma de se evitar danos corporais pela ação das ondas. Espécies verdadeiramente intersticiais, como os *Protodrilus* de praias arenosas, adaptadas a sedimentos constantemente retrabalhados, têm a capacidade de rápida migração vertical para camadas mais profundas, como é o caso de *P. similis*, *P. adhaerens* (Jouin 1970) e *Protodrilus corderoi* e *Protodrilus* sp. nov. 1.

A história de vida de representantes das famílias Protodrilidae e Saccocirridae também é determinante de sua ampla ocorrência ao longo das praias estudadas. Ambas apresentam fecundação interna, sexuada, desenvolvimento indireto com larvas planctotróficas e picos reprodutivos sazonais (Westheide 2008, Rouse & Pleijel 2006). O fato de estarem agrupadas em uma faixa estreita do mesolitoral, o que facilita a fecundação interna, e de apresentarem larvas planctônicas carregadas pelas correntes de deriva litorânea, é determinante para uma eficiente dispersão.

As duas espécies conhecidas de *Protodriloides* são comuns em fundos de areias médias, raramente finos, principalmente em regiões sublitorais e mesolitoral inferior, onde geralmente ocorrem em elevadas abundâncias, de até 100 a 1000 indivíduos por 100 cm<sup>3</sup> (Westheide 2008, Di Domenico et al. 2009). Indivíduos de *Protodriloides* sp. ocorreram no inverno nas zonas de espraiamento e surfe das praias de Navegantes e Nereidas. No verão, ocorreram em elevadas abundâncias na zona de surfe de dois transectos de Ilhota, e de um transecto de Estaleiro. Suas densidades estão fortemente correlacionadas com sedimentos médios e finos com alta concentração de clorofila *a* e carbonato (Di Domenico et al. 2009).

Existem poucos estudos sobre as estratégias alimentares da família Protodriloididae. Sua proximidade filogenética com as famílias Protodrilidae e

Saccocirridae, incluídas na mesma ordem Protodrilida (Whestheide 2008, Purschke & Jouin 1988, Purschke & Müller 1996, Worsaae & Kristensen 2005), e sua co-ocorrência em um mesmo ponto da praia, com alta concentração de clorofila *a*, sugerem fortemente que são comedores de depósito de superfície ou herbívoros. Manchas de microfitobentos podem influenciar a distribuição da meiofauna, em função da maior oferta de alimento, como já observado em copépodos e nematoides (Santos et al. 1995). Neste contexto, as altas concentrações de clorofila *a*, principalmente na zona de surfe da praia da Ilhota, podem influenciar a ocorrência e distribuição de *Protodriloides*. A marcada agregação é também compatível com sua história de vida, já que apresentam pseudocopulação, com formação de casulos produzidos por glândulas epidermais em uma região fértil da fêmea, fertilizada diretamente pelos machos. Estes casulos são depositados nos grãos de areia, onde podem permanecer de 10 a 20 dias até eclodirem numa forma juvenil em estágio de desenvolvimento muito avançado (Whestheide 2008).

Possivelmente estas populações de *Protodriloides* encontram habitats ideais na região mediana da zona de surfe de praias intermediárias, como a Praia da Ilhota. A menor incidência e altura de quebra de ondas no verão sobre as barras ritmicas fazem com que as ondas percam sua energia na região intermediária da zona de surfe devido à presença de uma cava mais profunda, determinando assim a sedimentação de grãos mais finos e gerando estabilidade ambiental para a proliferação do microfitobentos. As características físicas da zona de surfe, como a profundidade, são fundamentais para o estabelecimento de zonação de organismos bênticos (Fleischack & Freitas 1989).

*Polygordius eschaturus* (Du Boys Reymond Marcus 1948), descrito para o Brasil, atinge 40 mm de comprimento e 0,21 mm de diâmetro, com apêndices e glândulas adesivas pigidiais (Capítulo 1). Ocorreu apenas na zona de espraiamento do Ponto 1 da praia do Estaleiro na abordagem em grande escala, e apenas no ponto 3 de Estaleiro e Estaleirinho na abordagem em pequena escala, sendo muito mais representativo no inverno, o que revela sua forte correlação com maiores alturas de ondas e maior declividade da zona de espraiamento (Di Domenico et al. 2009). Na literatura, a família

Polygordiidae é reportada em areias grossas e limpas, com poucos detritos e com a presença de fragmentos de conchas (Whetsteide 2008). Em geral, esses organismos ocorrem fortemente agrupados e podem ser considerados macrofaunais devido ao seu tamanho, entretanto sua morfologia funcional esta associada ao habitat intersticial (Ramey & Bodnar 2008). No Brasil, Du Boys-Reymond Marcus (1948) descreveu *Polygordius eschaturus* na mesma praia da ilha de São Sebastião (SP) junto com *Protodrilus corderoi* e *Saccocirrus pussicus*, em uma região do mesolitoral inferior composto por sedimentos médios e grossos.

Adaptações comuns em poliquetas intersticiais incluem geralmente baixa produção de gametas, desenvolvimento direto, ovos grandes, ou formação de um casulo (Westheide 2008). No entanto, ao contrário de outras poliquetas intersticiais, Protodrilidae, Saccocirridae e Polygordiidae se desenvolvem por larvas planctotróficas, que podem permanecer na coluna de água durante várias semanas (Rouse & Pleijel 2006). Os números relativamente grandes de ovos pequenos e a estrutura de espermatozoides indicam uma desova livre com larvas planctotróficas para muitas espécies de *Polygordius* (Ramey et al. 2006, Ramey 2008). Duas formas larvares planctônicas foram descritas para *Polygordius* spp. incluindo uma exolarva, cujo corpo torna-se gradualmente alongado por adição de novos segmentos posteriores à hiposfera (Hatschek 1878), e uma endolarva, na qual os segmentos de desenvolvimento permanecem dobrados para cima no interior da trocófora até que a metamorfose ocorra (por exemplo, Lovén 1843, Woltereck 1902).

Todas as 15 espécies e duas subespécies do gênero *Polygordius* Schneider, 1868, com uma única exceção, foram registradas em sedimentos arenosos grossos de regiões entre-marés ou sublitorais. Os Polygordiidae em geral parecem estar bem adaptados para a vida intersticial de ambientes fisicamente dinâmicos, áreas altamente perturbadas com sedimentos arenosos grossos. A combinação de traços da história de vida, como um elevado número de larvas planctotróficas, o rápido desenvolvimento e crescimento de larvas e recrutas, juntamente com a sua capacidade de dispersão e seleção de habitat, provavelmente contribuem para a sua dominância pontual nas associações (Ramey 2008).

Embora não se saiba se indivíduos de *Polygordius eschaturus* foram transportados ativamente ou passivamente para um único ponto das praias estudadas, nossos dados sugerem que os jovens recém assentados e as larvas são capazes de seleção de habitat, enfatizando a importância do transporte e a seleção pela pós-larva (Ramey 2008). Vários autores notaram que as espécies que vivem em habitats hidrodinamicamente ativos tendem a se dispersar mais eficientemente do que espécies que vivem em habitats estáveis (Palmer et al. 1996). Assim, o transporte rápido e eficiente tanto das larvas como da pós-larvas pode ser importante para animais que habitam sedimentos arenosos frequentemente erodidos pelas marés, ondas e tempestades, transportados horizontalmente e depositados (Styles & Glenn 2000).

Os poliquetas intersticiais encontrados nas camadas superficiais e sub-superficiais do sedimento de praias reflectivas e intermediárias apresentaram de fato padrões muito distintos de distribuição. Horizontalmente, as elevadas abundâncias registradas na zona de espraio durante o verão e na zona de arrebatamento durante o inverno são um claro exemplo de acoplamento dos processos morfodinâmicos dos sistemas de praias de areia com processos biológicos. Este estudo enfatiza a elevada capacidade de adaptação dos poliquetas intersticiais às condições ambientais prevalentes nas zonas de espraio e surfe de praias reflectivas e intermediárias. Além disso, devido à dependência estrita em relação a um determinado tamanho de grão, assimetria e a morfodinâmica prevalente da praia, os poliquetas intersticiais podem revelar-se ideais para o monitoramento e avaliação de impactos ambientais. Verticalmente, a preferência por distintas camadas de sedimento puderam ser explicadas em muitos casos pelo padrão de locomoção e alimentação. Modificações estruturais ou na hidrodinâmica de praias arenosas ocasionadas por erosão ou obras de contenção (ex. engordamento de praia e diques) (Nordstrom 2003, CSE 2011) podem influenciar diretamente o habitat dos poliquetas intersticiais. Entender como os parâmetros ambientais agem em diferentes escalas é essencial para avaliar o relacionamento entre preferências de habitats, comportamentos e processos de especiação (Boake et al. 2002).



## CONCLUSÕES

Nossos resultados forneceram claras evidências de que diferenças no tipo de comportamento, alimentação e história de vida de cada grupo estão correlacionadas com os processos morfodinâmicos prevalentes em praias arenosas (Borzone et al. 1996, Barros et al. 2001, Klein & Menezes 2001). *Protodrilus* sp. nov. 1 e *Protodrilus corderoi*, com corpos menores e mais finos, banda ciliar médio-ventral, disposição longitudinal ordenada de glândulas epidérmicas e presença de glândulas adesivas segmentares ventrais, apresentaram estratégias de forrageamento móvel, com movimentos ciliares, busca ativa com palpos e hábito depositívoro. Estes animais ocorrem nas camadas subsuperficiais da zona de espraio de praias arenosas reflectivas. A alta mobilidade intersticial possibilita a migração vertical para camadas mais profundas (Jouin 1970). Por outro lado, poliquetas intersticiais com musculatura e palpos mais desenvolvidos e mais glândulas adesivas pigidiaes como *Saccocirrus* sp. nov. 1, apresentaram uma locomoção muscular de 'natação' por movimentos ondulatórios sinusoidais, comportamento de espera ao aderir a grãos usando o hábito suspensívoro com movimentos helicoidais dos palpos para puxar os alimentos disponíveis para sua boca. Estes animais ocorreram nas camadas superficiais da zona de espraio de praias arenosas reflectivas. *Protodriloides*, com padrões semelhantes aos *Protodrilus*, encontra habitats ideais na região mediana da zona da surfe de praias intermediárias, como a Praia da Ilhota. *Polygordius eschaturus* apresentou estratégia de espera depositívora com movimentos musculares e o uso de antenas. Estes animais ocorreram fortemente agrupados em manchas e sua correlação com os processos morfodinâmicos foi mais evidente em períodos de inverno, em função das maiores alturas de ondas e maior declividade da zona de espraio (Di Domenico et al 2009).

Por fim, nossos resultados mostraram uma forte correlação das abundâncias dos poliquetas intersticiais com a sazonalidade dos processos hidrodinâmicos das praias arenosas. Padrões associados com a história de vida destes animais, como a presença de estágio larval em Protodrilidae, Saccocirridae e Polygordiidae, e o desenvolvimento direto a partir de casulos

em Protodriloididade, resultaram em preferências por distintas zonas praiais. No verão *Protodriloides* sp. ocorreu preferencialmente na região mediana da zona de surfe, enquanto *Protodrilus* spp., *Saccocirrus* sp. nov. 1 ocorreram preferencialmente na zona de espriamento. No inverno ocorre uma superposição das zonas preferenciais, possivelmente gerada pela maior altura de quebra de ondas. Estes resultados reforçam a hipótese de que as histórias de vida de poliquetas intersticiais estão sincronizadas com a sazonalidade dos processos de sedimentação de praias arenosas oceânicas.

### LITERATURA CITADA

- Barros F, Borzone CA, Rosso S (2001) Macroinfauna of six beaches near Guaratuba bay, Southern Brazil. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 44:351-364.
- Brasil, ADR (2009) Distribuição dos poliquetas intersticiais nas praias do Forno (Arraial do Cabo) e Itaipu (Niterói) no litoral do Rio de Janeiro, Brasil. Monografia de conclusão de curso. Universidade Federal Fluminense.
- Boake CRB, Arnold SJ, Breden F, Meffert LM, Ritchie MG, Taylor BJ, Wolf JB, Moore AJ (2002) Genetic tools for studying adaptation and the evolution of behavior. *Am Nat* 160:S143-S159.
- Borzone CA, Souza JRB, Soares AG (1996) Morphodynamic influence on the structure of inter and subtidal macrofaunal communities of subtropical sandy beaches. *Rev Chil Hist Nat*, 69:565-577.
- Brown R (1981) Saccocirridae (Annelida: Polychaeta) from the central coast of New South Wales. *Aust J Mar Fresh Res* 32: 439-456.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.
- Caputo HP (1980) Mecânica de solos e suas aplicações. Editora Livros Técnicos e Científicos, Rio de Janeiro.
- CSE (2011) Coastal erosion and solutions, a primer. Coastal Science & Engineering (CSE), Columbia (SC).
- Dales RP (1963) Annelids. Hutchinson University Library, London.

- Dauer DM, Maybury CA, Ewing RM (1981) Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. *J Expl Mar Biol Ecol* 54:21-38.
- Di Domenico M, Lana PC, Garraffoni ARS (2009) Distribution patterns of interstitial polychaetes in sandy beaches of southern Brazil. *Mar Ecol* 30:47-62.
- Du Bois-Reymond Marcus E (1946) On a New Archiannelid, *Saccocirrus gabriellae*, from Brazil. *Comun Zool Mus Hist Nat Montev* 37(2):1-11.
- Du Bois-Reymond Marcus E (1948) Further archiannelids from Brazil. *Comun Zool Mus Hist Nat Montev* 2: 1-27.
- Fauchald K, Jumars PA (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol. An Annual Review* 17:193-284.
- Fleischack PC, Freitas AJ (1989) Physical parameters influencing the zonation of surf zone benthos. *Estuar Coast Shelf S* 28: 517-530.
- Guza RT, Inman DL (1975) Edge waves and beach cusps. *J Geophys Res* 80:2997-3012.
- Atschek (1977) Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. *Arbeiten des zoologischen Instituts der Universität Wien* 3:177-404.
- Hastie TJ (1993) Generalized additive models. In: Chambers JM, Hastie TJ (eds) *Statistical Models*. S. Chapman and Hall, New York, p 249-307.
- Higgins RP, Thiel H (1988) *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, London.
- Hoefel FG, Elgar S (2003) Wave-induced sediment transport and sandbar migration. *Science* 299: 1885-1887.
- Hurvich CM, Tsai CL (1989) Regression and time-series model selection in small samples. *Biometrika*, 76:297-307.
- Jackson DWT, Cooper JAG, Del Rio L (2005) Geological control of beach morphodynamic state. *Mar Geol* 216: 297-314.
- Jesus B, Mendes C, Brotas V, Paterson DM (2006) Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution: Modelling the productive biomass and improving ground truth measurements. *J Expl Mar Biol Ecol* 332(1):60-74.

- Jouin C (1970) Recherches sur les Archiannélides interstitielles: Systématique, anatomie et développement des Protodrilidae et des Nerillidae. Thèse Doctorat, Faculté des Sciences des Paris.
- Jouin C, Gambi C (2007) Description of *Saccocirrus goodrichi* sp. nov. (Annelida: Polychaeta: Saccocirridae), a new Mediterranean species and new data on the chaetae of *S. papilocercus* and *S. major*. Cah Biol Mar 48:381-390.
- Klein AHF, Menezes JT (2001) Beach morphodynamics and profile sequence for a headland bay coast. J Coast Res 17(4): 812-835.
- Koenker R, Ng P, Portnoy S (1994) Quantile smoothing splines. Biometrika 81:673-680.
- Koenker R (2005) Quantile Regression. Cambridge University Press, New York.
- Lovén S (1843) Observations on the metamorphosis of an annelid. Annals Mag Nat Hist 11:43-45.
- Masselink G, Puleo JA (2006) Sediment transport and morphological change in the swash zone. Cont Shelf Res 26:661-680.
- McCammon RB (1962) Efficiencies of percentile measurements for describing the mean size and sorting of sedimentary particles. J Geol 70:453-465.
- McLachlan A, Brown AC (2006) The ecology of sandy shores. Acad. Press NY, New York.
- Nordstrom KF (2003) Coastal defences: processes, problems and solutions. Peter W. French, Routledge, London.
- Orrhage L (1974) Über die Anatomie, Histologie und Verwandtschaft der Apistobranchidae (Polychaeta Sedentaria) nebst Bemerkungen über die Systematische Stellung der Archianneliden. Z. Morph. Ökol. Tiere, 79, 1-45.
- Palmer MA, Allan JD, Butman CA (1996) Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine stream benthic invertebrates. TREE 11:322-326.
- Pardo EV, Amaral ACZ (2004) Feeding behavior of *Scolecopsis* sp. (Polychaeta: Spionidae). Braz j oceanogr 52:74-79.

- Purschke G (1985) Anatomy and ultrastructure of ventral pharyngeal organs and their phylogenetic importance in Polychaeta (Annelida). II. The pharynx of the Nerillidae. *Microfauna Mar.* 2: 23-60.
- Purschke G, Jouin C (1988) Anatomy and ultrastructure of the ventral pharyngeal organ of *Saccocirrus* (Saccocirridae) and *Protodriloides* (Protodriloidae fam. nov.) with remarks on the phylogenetic relationships within the Protodrilida (Annelida: Polychaeta). *J Zool London* 215: 405-432.
- Purschke G, Müller MC (1996) Structures of prostomial photoreceptor-like sense in *Protodriloides* species (Polychaeta, Protodrilida). *Cah Biol Mar* 37:205-219.
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Ramey PA, Bodnar E (2008) Active post-settlement selection by a deposit-feeding polychaete, *Polygordius jouinae*, for sands with relatively high organic content. *Limnol Oceanogr* 54: 1512-1520.
- Román JMP, Achad M (1999) Grain-size trends associated with sediment transport patterns in Cadiz Bay (southwest Iberian Peninsula). *Bol Inst Esp Oceanogr* 15(1-4): 269-282.
- Rouse GW, Pleijel F (2006) Reproductive biology and phylogeny of Annelida. Science Publishers Inc., Enfield.
- Sandrini-Neto L, Camargo MG (2010) GAD (General ANOVA Design): an R package for ANOVA designs from the general principles. Available on CRAN.
- Santos PJP, Castel J, Souza-Santos LP (1995) Microphytobenthic patches and their influence on meiofaunal distribution. *Cah Biol Mar* 36:133-139.
- Siegle E, Calliari LJ (2008) High-energy events and short-term changes in superficial beach sediments. *Braz J Oceanogr* 56(2):149-152.
- Swedmark B (1964) Interstitial fauna of marine sand. *Biol Review.* 39:1 - 42.
- Somerfield PJ, Warwick RM, Moens T (2005) Meiofauna techniques. In: Eleftheriou A, McIntyre A (eds) *Methods for study of marine benthos*. Blackwell Publishing, Oxford, p 229-272.
- Styles R, Glenn SM (2000) Modeling stratified wave-current bottom boundary

- layers for the continental shelf. J Geophys Res 105:119-124.
- Suguio K (1973) Introdução à Sedimentologia. Editora Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Underwood AJ (1997) Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using of variance. Cambridge University Press, New York
- Villora-Moreno S (1997) Environmental heterogeneity and the biodiversity of interstitial polychaeta. Bul Mar Sci 60:494-501.
- Villora-Moreno S, Capaccioni-Azzati R, Garcia-Carrascosa AM (1991) Meiobenthos of sandy beaches from the Gulf of Valencia (Western Mediterranean): ecology of interstitial polychaetes. Bul Mar Sci 48:376-385.
- von Nordheim H (1989) Six new species of *Protodrilus* (Annelida, Polychaeta) from Europe and New Zealand, with a concise presentation of the genus. Zool Scri 48(2):245-268.
- Westheide W (1972) La faune des Polychètes et des Archiannélides dans les plages sableuses à ressac de la côte Méditerranéenne de la Tunisie. Bulletin L'Institut National Scientifique et Technique Oceanographie et de Peche de Salammbô 2: 449-468.
- Westheide W (1984) The concept of reproduction in polychaetes with small body size: adaptation in interstitial species. In Fischer A, Pfannenstiel HD (eds), Polychaete Reproduction. Fortschr. Zool. 29: 265-287.
- Westheide W (1985) The systematic position of the Dinophilidae and the archiannelid problem. In Conway Morris S, George JS, Gibson R, & Platt HM (eds) The Origin and Relationships of Lower Invertebrates Vol. 397. Clarendon Press, Oxford, p310-326.
- Westheide W (1987) Progenesis as a principle in meiofauna evolution. J Nat Hist 21: 843-854.
- Woltereck R (1902) Trochophora-Studien I. Ueber die Histologie der Larve und die Entstehung des Annelids bei den *Polygordius* - Arten der Nordsee. Zoologica 34:1-71
- Wright LD, Short AD (1984) Morphodynamic variability of surf zones and beaches: a synthesis. Mar Geol 56:93-118.
- Worsaae K, Kristensen RM (2005) Evolution of interstitial Polychaeta (Annelida). Hydrobiol 535/536: 319-340.